au C.N.R.S. : A.O.6086

THÈSE

DE DOCTORAT D'ÉTAT

présentée

AU CENTRE SAINT-CHARLES

DE L'UNIVERSITÉ DE PROVENCE

par

Claude ROGER

POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

LES EUPHAUSIACES DU PACIFIQUE ÉQUATORIAL ET SUD-TROPICAL : Zoogéographie, Ecologie, Biologie et Situation Trophique

DEUXIÈME PARTIE

Soutenue le 18 DEC. 1971 devant la Commission d'Examen :

Mme M.L. FURNESTIN ..... Présidente

MM. P. BOUGIS, R. AMAR .... Examinateurs

O. R. S. T. O. M.

1971

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547005_0004

N° d'enregistrement
au C.N.R.S. : A.O.6086

THÈSE

DE DOCTORAT D'ÉTAT

présentée

AU CENTRE SAINT-CHARLES
DE L'UNIVERSITÉ DE PROVENCE

par

Claude ROGER

POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

LES EUPHAUSIACES DU PACIFIQUE ÉQUATORIAL ET SUD-TROPICAL : Zoogéographie, Ecologie, Biologie et Situation Trophique

DEUXIÈME PARTIE

Soutenue le devant la Commission d'Examen :

Mme M.L. FURNESTIN ..... Présidente

MM. P. BOUGIS, R. AMAR } .... Examinateurs

O. R. S. T. O. M.

1971

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

DEUXIEME PARTIE

VI. REPRODUCTION, CROISSANCE ET LONGEVITE

1. INTRODUCTION

Les travaux portant sur la biologie des Euphausiacés se heurtent à des difficultés sérieuses qui en ont limité considérablement le nombre.

Le premier problème qui se pose est celui de suivre une population pélagique mouvante et matériellement indétectable : la recherche des cycles biologiques suppose en effet qu'on échantillonne aux différentes saisons la même population d'individus. La fiabilité du prélèvement grèvée par la grande variabilité des récoltes, la fréquence toujours insuffisante des collectes, la difficulté de capturer des stades aussi différents que larves et adultes, d'estimer les périodes de ponte d'animaux qui libèrent pour la plupart leurs oeufs directement dans la mer, ajoutent aux incertitudes précédentes.

L'étude des récoltes rencontre un second type de difficultés, consistant à définir un certain nombre de stades de développement organique et sexuel, qui permettent de suivre la maturation et le vieillissement de la population. On sera forcément conduit à ce niveau à adopter un compromis entre la précision des observations et la commodité de leur réalisation : le nombre élevé de mesures, indispensable à l'obtention de données significatives, portant sur des dizaines de milliers d'individus, interdit en effet la pratique d'opérations trop laborieuses.

Les obstacles principaux s'arrêtent là en ce qui concerne l'étude des populations des mers froides ou tempérées, où l'alternance des saisons imprime un rythme annuel très marqué aux cycles biologiques : la ponte se produit principalement au printemps ou en été, pour s'arrêter presque complètement durant l'hiver, de sorte que, les différentes générations se trouvant bien isolées les unes des autres, on peut suivre leur évolution dans le temps (croissance).

Il en va tout autrement en milieu tropical et équatorial où, à toutes les difficultés déjà décrites, s'ajoute celle d'une constance presque absolue des phénomènes biologiques dans le temps. Les séries de prélèvements effectuées en mers chaudes amènent en effet à constater qu'à toutes les saisons les pourcentages des individus mûrs, aussi bien que les proportions des diverses classes d'âge, demeurent à peu près immuables : la ponte se réalise de façon semi-continue, de sorte qu'il paraît impossible de reconnaître les différentes générations et de suivre leur développement.

Ces caractéristiques peu favorables ont bien été signalées par les auteurs : HANSEN (1910), MAUCHLINE (1960 et 1968), MAUCHLINE et FISHER (1969), BLACKBURN (1966), admettent le caractère continu de la reproduction en mers chaudes, et soulignent la difficulté d'identifier les cycles biologiques, tout en insistant sur la nécessité de les étudier.

Aussi, la plupart des travaux réalisés jusqu'ici sur la biologie des Euphausiacés portent-ils sur des populations de milieux froids à alternances climatiques très marquées, souvent localisées dans des mers peu ouvertes qui limitent les déplacements éventuels des organismes (Mer du Nord, de Barentz, Mer du Japon). Les principales recherches sont dues à ZELICKMAN (1958 et 1960), DROBYSHEVA (1963), PONOMAREVA (1963 et 1968) pour le Pacifique nord-ouest, la Mer du Japon et la Mer de Barentz; SMILES et PEARCY (1971) pour le Pacifique nord-est; RUUD (1932), FRASER (1936), BARGMANN (1937 et 1945), MARR (1962), BAKER (1959), IVANOV (1970) pour l'Antarctique; McDONALD (1928), EINARSSON (1945), ADAMS (1966), MAUCHLINE (1960, 1966 a, 1968), JONES (1969) pour la Mer du Nord et l'Atlantique Nord.

Les travaux entrepris dans ce domaine sont à peu près inexistants en mers chaudes, en raison de l'obstacle considérable introduit par les conséquences biologiques de l'atténuation des fluctuations climatiques. MAUCHLINE et FISHER (1969) constatent qu'on ne possède "... aucune évaluation des courbes de croissance pour les espèces tropicales... et encore moins pour les espèces mésopélagiques capturées en trop petits nombres". En Méditérranée même, CASANOVA-SOULIER (1968) note que "... pratiquement tout reste à faire sur les cycles évolutifs..."

Toutefois, certains auteurs considèrent que l'apparente continuité de la ponte en milieu tropical n'est en fait que le résultat du non synchronisme des cycles : au niveau de chaque individu, il existe des périodes où la ponte s'interrompt, mais ces périodes ne coïncident pas pour tous les organismes de sorte que, sur l'ensemble de la population, on observe à toutes les saisons à peu près les mêmes proportions de larves, de jeunes, d'adultes et de reproducteurs (GIESE, 1959). PONOMAREVA (1969) propose une intéressante interprétation finaliste du processus de reproduction des Euphausiacés de l'Océan Indien : les mers tropicales sont pauvres, elles offrent peu de ressources, de sorte que, si la ponte avait lieu massivement à la même saison comme en milieu tempéré au moment du "bloom" phytoplanctonique, il s'ensuivrait une disette sévère et une forte mortalité pour les larves. Au contraire, si les pontes se répartissent sur toute l'année, chaque femelle

libérant ses oeufs en plusieurs fois, l'utilisation des ressources pourra se faire au mieux. L'auteur conclut que ce système rend impossible la détection des périodes de ponte en milieu tropical.

Bien que certains auteurs (GIESE 1959) pensent que l'on doit pouvoir repérer des périodes d'activité plus intense même si la reproduction est continue, on voit que la recherche des cycles des organismes planctoniques des mers chaudes se heurte à de très grandes difficultés.

2. Critique du matériel disponible

On doit distinguer deux sortes de critères à respecter en fonction du but recherché.

2.1. Caractéristiques sexuelles des espèces

Pour déterminer le nombre d'oeufs contenus dans l'ovaire mûr des différentes espèces (fécondité), à partir de quelle taille individuelle la maturation ovarienne se produit etc..., il n'est pas nécessaire de connaître le cycle vital, et par conséquent, tout échantillon représentatif sera apte à fournir les réponses à ce type d'investigations, que l'on pourra donc aborder pour de nombreuses espèces (cf. § 4).

2.2. Recherche des cycles

Dans la recherche des cycles biologiques, au contraire, les critères du matériel adéquat seront beaucoup plus restrictifs, puisqu'on devra tenir compte, en plus, de l'homogénéité des données recueillies, à la fois dans le temps et dans l'espace.

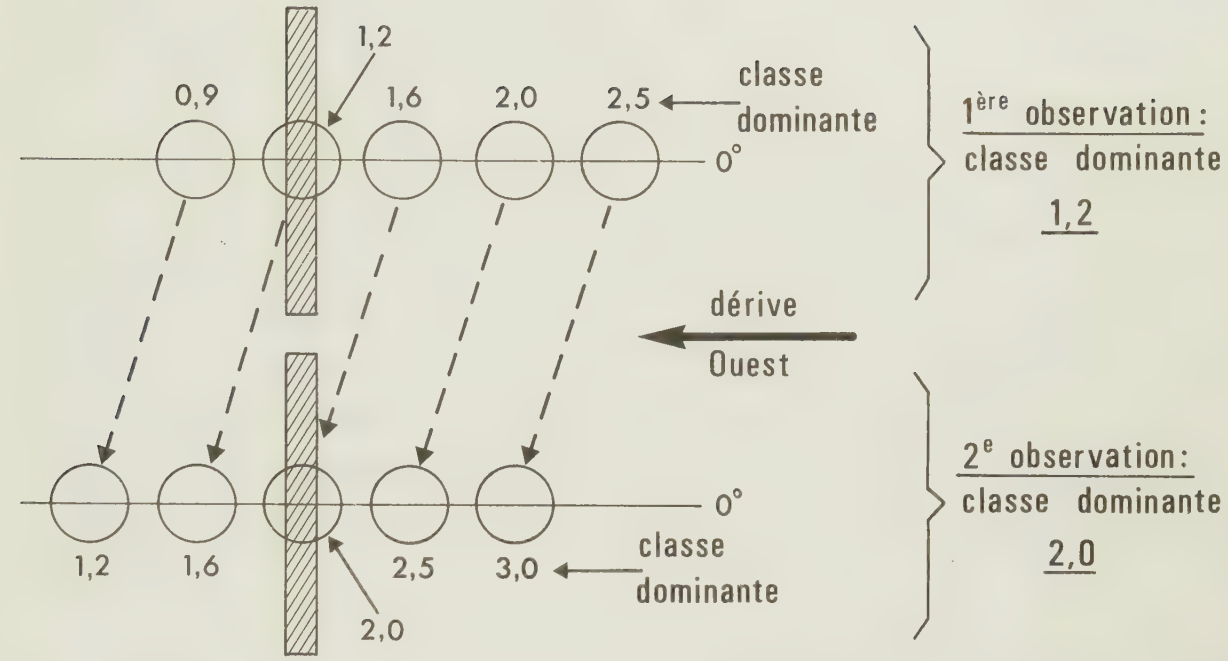
Nous avons dit que l'un des problèmes posés par l'étude saisonnière d'une population pélagique, était précisément de retrouver cette même population au cours des échantillonnages successifs. Il est bien évident en effet que si l'on capture des individus de la population A en janvier et d'autres de la population B en mars, aucune description cohérente ne sera possible et l'interprétation proposée sera très vraisemblablement erronée. Dans le cas du Pacifique équatorial, les courants sont orientés, à quelques détails près qui n'importent pas ici, rigoureusement est-ouest. Il est par conséquent indispensable d'effectuer les prélèvements dans ce même sens, de façon à couvrir une certaine aire en demeurant constamment dans les mêmes masses d'eau. Tout autre trajet de croisière risque d'introduire une grave

distorsion des faits. La figure 57 schématise ce point important : imaginons une population entraînée vers l'ouest, dont la structure d'âge a été étalée par le jeu des courants, la classe de tailles dominante étant de plus en plus élevée vers l'est (situation hautement plausible dans les courants équatoriaux). Si on effectue des prélèvements nord-sud (1er cas), on va observer une sorte de stroboscopie accélérant apparemment le cycle : la première croisière enregistre un maximum pour la classe de tailles 1,2; celle-ci est devenue 1,6 au moment de la seconde campagne, mais se trouve alors plus à l'ouest, et c'est la classe 2,0 qui est observée. On en conclura de manière erronée que, entre les deux observations, la classe 1,2 est devenue2,0, alors qu'en fait elle n'a évolué qu'en 1,6, c'est-à-dire beaucoup plus lentement. Si, au contraire, pour la même situation, on réalise des prélèvements dans le sens de déplacement des masses d'eau (2ème cas), on voit tout de suite que le risque d'erreur se trouve considérablement réduit.

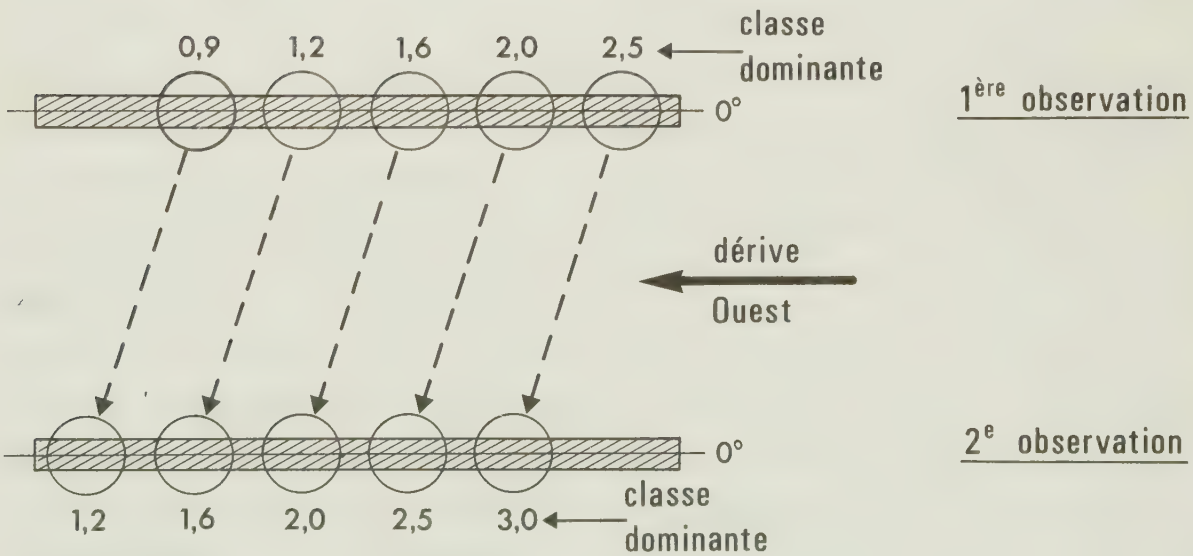
Parmi les croisières du Coriolis, les séries "Cyclone" et "Bora" (nord-sud) se rattachent au premier cas, les "Caride" (est-ouest) au second; ce sont donc exclusivement ces dernières qui devront être retenues pour la recherche des cycles biologiques. L'utilisation de données obtenues au cours de radiales perpendiculaires aux courants n'est envisageable que pour l'identification des caractères instantanés (par exemple, pourcentage de femelles mûres selon l'âge, nombre d'oeufs dans les ovaires etc...) mais doit être absolument rejetée pour l'étude de l'évolution biologique des populations.

Le matériel disponible pour la recherche des cycles se limite donc à celui qui provient des croisières "Caride" I à V (135-155°W sur 0°), respectivement centrées sur les dates 1er octobre 1968, 5 décembre 1968, 22 février 1969, 2 juillet 1969 et 24 septembre 1969. Bien qu'une année complète soit couverte, on constate que la fréquence des prélèvements laisse beaucoup à désirer, puisque l'intervalle entre deux séries d'observations consécutives varie de 2 à 4 mois. Dans un milieu équatorial où l'on peut s'attendre à des cycles rapides, ces conditions imposées par l'échelle géographique immense du milieu, ne peuvent être considérées comme satisfaisantes, une évolution importante pouvant passer totalement inaperçue entre deux croisières successives.

Dans le domaine méthodologique, outre les imprécisions définies au chapitre Méthodes, la modification de certaines techniques des traits risque d'entraîner de profonds changements dans la nature des échantillons recueillis



1er Cas : Prélèvements Nord – Sud



2e Cas : Prélèvements Est – Ouest

Fig. 57 – Influence du type de prélèvement sur la validité des observation

ARON et COLLARD (1969) ont montré en particulier qu'un accroissement de la vitesse du filet par rapport à l'eau augmente le nombre de gros organismes capturés (diminution de l'évitement) et diminue celui des petits (augmentation de l'échappement). Dans la recherche de l'évolution saisonnière de la structure d'une population en classes d'âge, on voit que des conclusions erronées peuvent être proposées s'il existe des disparités techniques sensibles entre les différentes croisières.

Ces réserves étant faites, nous avons sélectionné pour cette partie du travail le matériel issu de 109 stations des croisières "Caride" I à V, toutes pratiquées de nuit. Sur ce nombre, 89 ont atteint au moins la profondeur de 550 mètres, tandis que 20 autres, comprises entre 250 et 550m, devront être éliminées en ce qui concerne les espèces profondes. Les croisières "Caride" I à IV ont couvert la région équatoriale de 135 à 155°W, tandis que "Caride" V a été effectuée au point fixe à 140°W et souffre par conséquent des limitations reconnues pour les croisières "Cyclone" (fig. 57, 1er cas).

Enfin, intervient la question de la représentativité des échantillons, c'est-à-dire le nombre de spécimens disponibles pour chaque espèce, qui achève de limiter considérablement le nombre de celles dont on peut envisager de rechercher le cycle. En effet, on doit tout d'abord éliminer toutes les espèces trop peu abondantes dans la zone sélectionnée pour cette partie du travail (espèces tropicales ou confinées au Pacifique est), celles de trop petite taille pour avoir été capturées correctement par le IKMT, enfin celles dont l'identification n'est pas certaine (N. gracilis - N. microps et S. abbreviatum - S. maximum). Parmi celles qui restent, la recherche du cycle impose la prise en considération de nombreux critères (l'établissement des 8 groupes de tailles pour chacune des 5 croisières, aboutit dès le départ à la création de 40 catégories), de sorte que seules les espèces représentées par un effectif très important pourront supporter cette recherche sans que les nombres d'individus composant les différents groupes ne deviennent trop réduits. L'ensemble de ces exigences a conduit à ne considérer que 5 espèces parmi les plus abondantes : T. tricuspidata (7 013 spécimens), T. monacantha (2 031), T. aequalis (2 747), E. diomedae (42 740) et N. tenella (1 806), auxquelles nous avons ajouté, en dépit de leurs effectifs réduits, deux espèces particulièrement intéressantes en raison de leur habitat profond : B. amblyops (347 individus) et N. boopis (318).

3. Exposé et critique des méthodes d'étude

La recherche des cycles biologiques est essentiellement fondée sur l'étude de l'évolution saisonnière de la structure des populations en classes d'âges (c'est-à-dire, ici, de tailles), et des stades ovariens.

3.1. Groupes de tailles

Le principe de leur établissement a été exposé au chapitre Méthodes. Nous avons déjà remarqué à ce moment que cette technique, avantageuse pour le traitement de récoltes abondantes, ne pouvait prétendre à la même précision que des mesures individuelles; en particulier, l'incertitude qui en découle quant à la position exacte des modes interdit d'établir avec rigueur la courbe de croissance de l'espèce et d'en définir l'équation. De plus, si la taille des organismes fournit, dans le cas des crustacés, une bonne approximation de leur âge, la relation liant ces deux paramètres n'est pas rigoureuse : MAUCHLINE (1960) remarque des différences de taille et de poids d'une année à l'autre, BARGMANN (1945) considère que la mesure de la taille ne donne qu'une idée imprécise de l'âge. Pour ces différentes raisons, il ne pourra être question ici de rechercher autre chose que les grandes lignes des cycles, dont, rappelons-le, aucun paramètre n'est connu : contrairement à beaucoup d'autres études, qui peuvent ainsi atteindre à plus de rigueur (cf. en particulier GARCIA, PETIT et TROADEC 1970), on n'a donc aucune possibilité de se référer à des travaux antérieurs pour choisir entre différentes hypothèses qui se révèleraient également plausibles.

Quoi qu'il en soit, nous disposons, pour chaque croisière, d'histogrammes traduisant la répartition en tailles des différentes espèces. Par exemple, la partie gauche de la figure 58 schématise les histogrammes de T. monacantha pour les 5 croisières "Caride". On constate immédiatement que, tout au long de l'année, c'est la classe 3,0 qui est la plus représentée pour cette espèce; de CA I à CA V, les 5 répartitions apparaissent sensiblement identiques, et si l'on se borne à cette présentation des données, on conclut qu'aucune évolution saisonnière n'est décelable, que la reproduction est continue et qu'il est impossible d'établir une courbe de croissance de l'espèce. La raison de cet état de fait est évidente : la sélection opérée par l'engin de récolte en fonction des tailles masque complètement les faibles fluctuations saisonnières de la population. Il est donc indispensable d'éliminer l'influence de la méthodologie, et pour cela il suffit de considérer

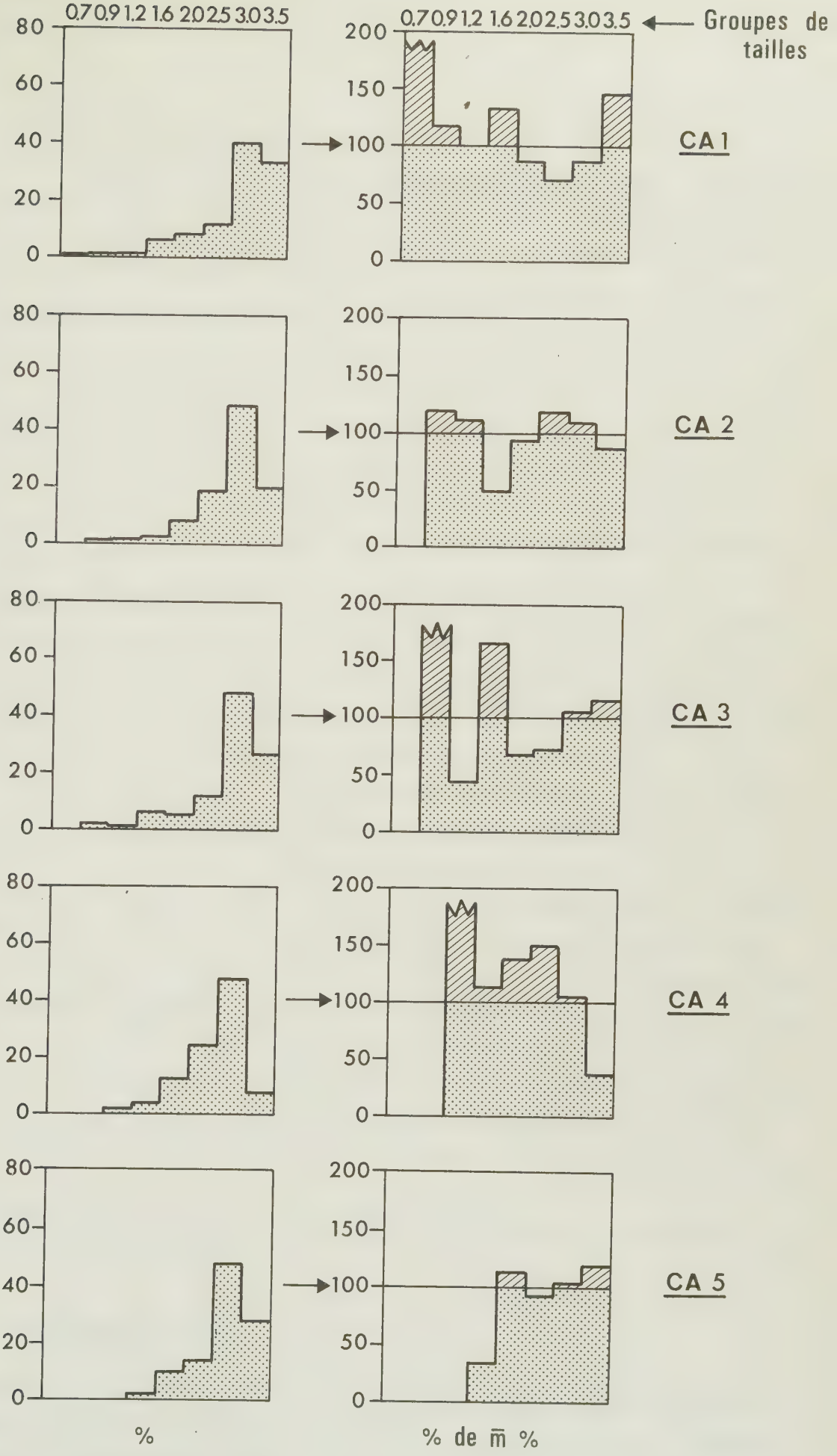


Fig. 58 _ Histogrammes des tailles chez T. monacantha

non plus les effectifs absolus, mais les abondances relatives. Ainsi, par exemple, le groupe de tailles 2,0 chez T. monacantha représente au cours des 5 croisières respectivement 7,7%, 8,5%, 6,1%, 12,4% et 10,0% de l'effectif total, soit une moyenne de 8,9% pour l'ensemble de l'année; pour déterminer si cette classe de tailles subit des variations saisonnières appréciables, il est nécessaire de ramener ces pourcentages à leur moyenne de 8,9%. On obtient ainsi, pour les 5 croisières, les abondances relatives 7,7/8,9 = 87, 8,5/8,9 = 96, 6,1/8,9 = 69, 12,4/8,9 = 139 et 10,0/8,9 = 112 respectivement. En procédant de la même manière pour toutes les classes, on met en évidence les éventuelles fluctuations saisonnières de la répartition en tailles, en éliminant l'influence de l'engin de récolte (fig. 58, partie droite): la recherche des cycles devient possible par l'établissement de la filiation des classes modales.

L'inconvénient majeur de ce procédé est d'attribuer la même fiabilité à toutes les données, quels que soient les effectifs réels dont elles proviennent. Ainsi, toujours dans le cas de T. monacantha, les nombres d'individus capturés pour le groupe de tailles 3,0 au cours des 5 croisières ont été de 409, 223, 108, 115 et 33; ces effectifs sont suffisamment élevés et peuvent donc être considérés comme représentatifs. Au contraire, dans les petites tailles, qui échappent presque en totalité au IKMT, les nombres d'organismes collectés seront beaucoup plus faibles : pour le groupe de tailles 0,9 par exemple, on a 7, 3, 4, 0 et 0, qui représentent en pourcentage 0,7%, 0,7%, 1,8%,0 et 0 de l'effectif total de leurs croisières respectives, soit une moyenne de 0,6% dans les récoltes de toute l'année. Ramenées à ce pourcentage moyen, les abondances relatives de cette classe s'élèvent à 117, 117, 300, 0 et 0 : plus rien n'indique que ces estimations se fondent sur la capture de 14 individus seulement au cours de l'ensemble des prélèvements. Il sera donc nécessaire, dans la confiance à accorder à une valeur relative, de faire référence à l'effectif réel dont elle est issue.

L'estimation de la fiabilité des déductions proposées sera discutée au paragraphe Conclusions (§ 6).

3.2. Stades ovariens

L'examen du degré de maturité ovarienne apporte des indications sur l'intensité de la ponte aux différentes saisons, c'est-à-dire qu'il permet de recouper les observations obtenues par l'étude de la structure de la population en classes d'âge.

La maturation ovarienne a été séparée en 4 stades, que nous décrirons pour une espèce caractéristique, T. pectinata (photos E à K). Les différences par rapport à ce type seront signalées pour chaque espèce au moment de son étude particulière. La photo E représente les 4 stades à la même échelle, et permet de se faire une idée du grossissement de l'ovaire.

Stade I (photo H) : l'ovaire est petit, mince, composé de très nombreux oeufs transparents, tous de même taille.

Stade II(photo I) : les oeufs du centre de l'ovaire subissent un accroissement, tout en gardant leur transparence. Ceux de la périphérie (couche germinale) demeurent identiques à ce qu'ils étaient au stade I.

Stade III(photo J): les oeufs du centre continuent à s'accroître, perdent leur transparence, et prennent une forme polygonale du fait de leur tassement. L'ovaire apparaît à ce stade comme une masse opaque entourée d'une fine couche germinale de petits oeufs transparents demeurés au stade I.

Stade IV(photo F, G, K) : les plus gros oeufs atteignent un volume considérable, en retrouvant une forme subsphérique, tandis que leur cytoplasme devient à nouveau transparent. Leur gros noyau opaque est parfaitement visible. Les petits oeufs périphériques qui n'ont pas évolué commencent à se résorber. Très fréquemment toute la partie thoracique de l'animal apparaît gonflée et translucide.

Cette classification correspond à peu près à celles des auteurs, à quelques variantes près : en particulier, le retour à un stade transparent des oeufs au stade IV est rarement signalé. ZELICKMAN (1958) scinde en deux le stade IV, distinguant le moment où quelques oeufs sont mûrs (st. IV) et celui où tous le sont (st. V), à l'exception des oeufs périphériques en cours de résorption; PONOMAREVA (1963) adopte sensiblement la même classification. RUUD (1932) ne reconnaît que 3 stades de maturation, le stade IV représentant l'ovaire vide après la ponte; nous avons considéré cet état comme trop difficile à séparer du stade II, ce dernier étant très proche de celui dans lequel se retrouve l'ovaire quelques semaines après la ponte. En effet, d'après nos observations, il n'y aurait pas retour au stade I après la libération des oeufs mûrs : toutes les femelles ayant été observées à ce stade avaient une taille inférieure à celle des femelles aux stades II, III ou IV.

Ovaires de *Thysanopoda pectinata*

E - les 4 stades ovariens à la même échelle

F - stade IV (détail)

G - stade IV

H - stade I

I - stade II

J - stade III

K - stade IV

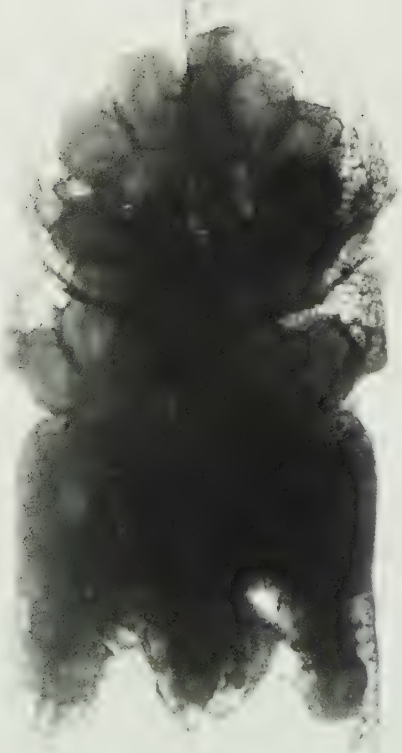
E

F

G

H

I



J

K

0 0

On aurait donc la séquence :

Stade I → st. II → st. III → st. IV → ponte → st. II → mort ou nouvelle maturation.

La distinction entre "stade II" et "ovaire vide" se trouve d'autre part considérablement facilitée en mers froides ou tempérées, par le fait que ces deux états ne coïncident pas dans le temps : on sait que le premier s'observe avant la saison de ponte, et le second après. En milieu tropical, la ponte se produisant en toutes saisons, ces deux stades coexistent toujours, et ne peuvent être séparés qu'en fonction de leurs caractéristiques propres, qui apparaissent peu différentes. Il est en effet sans doute assez facile d'identifier un ovaire vide quelques heures après la ponte, mais en quelques jours ou quelques semaines, il reconstitue une structure très proche de celle du stade II, dont on ne peut plus le séparer aisément.

Bien entendu, on observe tous les intermédiaires entre ces quatre étapes typiques, de sorte que l'identification d'un stade demeure en partie subjective. C'est pourquoi il est très important de grouper les observations concernant une espèce donnée, pour éviter qu'une structure ovarienne qui a été décrétée stade III à une croisière ne soit classée stade II à la suivante ou inversement : il est indispensable de stocker le matériel et de n'entreprendre l'examen de l'évolution ovarienne d'une espèce que lorsque toute la série de prélèvements, annuelle de préférence, peut être étudiée sans interruption dans sa totalité.

4. Quelques caractéristiques sexuelles des principales espèces

(La plus grande partie de ce travail a été réalisée d'après le matériel des croisières "Cyclone", et les résultats quantitatifs obtenus pourront différer légèrement de ceux utilisés pour la recherche des cycles (§ 5) qui proviennent des croisières "Caride").

4.1. Fécondité

PONOMAREVA (1963) définit la fécondité d'une espèce par le nombre moyen d'oeufs contenus dans l'ovaire au stade IV. Ainsi que l'ont fait remarquer plusieurs auteurs, on aboutit de cette façon à surestimer sensiblement la fécondité puisque tous les oeufs ne sont pas pondus, un certain nombre d'entre eux se résorbant en fin de maturation. C'est pourquoi MAUCHLINE (1966 a, 1968) propose une autre mesure de la fécondité, qui consiste à

évaluer le volume global d'oeufs pondus (= ovaire au stade IV - ovaire vide après ponte) et à déterminer le nombre de ceux-ci en divisant cette valeur par le volume moyen d'un oeuf mûr.

Pour notre part, compte tenu de l'identification douteuse du stade "ovaire vide", la technique préconisée par MAUCHLINE nous était difficilement accessible. D'autre part, nous pensons qu'il est assez aisé de distinguer, dans l'ovaire au stade IV, les très petits oeufs périphériques non évolués, destinés à se résorber, des gros oeufs très développés qui seront certainement pondus. En comptant uniquement ces derniers, on obtient vraisemblablement une bonne estimation de la fécondité.

Le tableau 38 indique pour 11 espèces les nombres d'oeufs mûrs dans l'ovaire au stade IV, ainsi que le poids de l'ovaire mûr par rapport à celui de l'animal entier. On constate tout d'abord que la fécondité de ces espèces tropicales est très faible, puisque le nombre d'oeufs maximum est de l'ordre de 80 (E. diomedae, N. tenella); toutes les espèces du genre Thysanopoda présentent une fécondité très semblable (40 à 54 oeufs selon les espèces), sauf T. aequalis (24). PONOMAREVA (1969) considère que le petit nombre d'oeufs pondus par les espèces tropicales constitue une adaptation au milieu, pauvre en nourriture, mais aussi en prédateurs. Les espèces profondes (N. boopis, B. amblyops) apparaissent particulièrement peu fécondes. Enfin, on remarque (colonne 1, nombres entre parenthèses) que les observations se révèlent relativement constantes pour une même espèce; ZELICKMAN (1958) indique que T. raschii porte en moyenne 398 oeufs mûrs, mais que ce nombre varie de 83 à 1 185 selon les individus.

De très nombreux auteurs (ZELICKMAN 1958; MAUCHLINE et FISHER 1969; McLAREN 1963 et 1965; JENSEN 1958; KOMAKI 1967 a ...) ont noté que le nombre d'oeufs pondus par une femelle d'une espèce donnée augmente considérablement avec la taille de l'animal : ZELICKMAN (1958), en particulier, considère qu'une T. raschii de 28mm pond trois fois plus d'oeufs en moyenne qu'une femelle de 22mm. Il est probable que la situation se présente de façon différente en mers chaudes : en milieu froid, une saison de ponte bien délimitée incite tous les individus à pondre à peu près en même temps, par exemple, pour T. raschii, aussi bien les femelles de 2 ans (22mm) que celles de 3 ans (28mm), les unes et les autres ayant une fécondité en rapport avec leur taille. En milieu chaud au contraire, aucune circonstance impérative n'incite les animaux à pondre à une période particulière, et selon toute vraisemblance, ceux-ci ne se reproduisent qu'à partir d'un certain stade de développement sensiblement constant.

TABLEAU 38. Nombre moyen d'oeufs mûrs contenus dans l'ovaire au stade IV, (les nombres extrêmes observés figurent entre parenthèses) et poids comparatifs de l'animal entier et de l'ovaire au stade IV (poids humides, en mg) pour les différentes espèces. Tous les nombres sont des moyennes de 10 mesures au moins, sauf pour T. cristata et E. diomedae.

Espèces	Nombre moyen d'oeufs mûrs dans l'ovaire IV	Poids de l'animal entier (mg)	Poids de l'ovaire IV (mg)	% de l'ovaire en poids
T. cristata	40 (20 - 76)	1 088	96,0	8,7 %
T. tricuspidata	40 (20 - 82)	97	5,3	5,4 %
T. orientalis	54 (38 - 74)	302	28,2	9,3 %
T. monacantha	54 (32 - 72)	240	22,7	9,5 %
T. pectinata	54 (30 - 82)	369	21,4	5,8 %
T. aequalis	24 (16 - 31)	55	4,6	8,5 %
N. flexipes	19 (12 - 39)	61	5,1	8,3 %
N. boopis	9 (4 - 12)	155	14,2	9,2 %
B. amblyops	3,5 (1 - 7)	113	9,8	8,7 %
E. diomedae	80 (estimé)	-	-	-
N. tenella	Nombre moyen d'oeufs extérieurs (estimé) : 50 à 80. Diamètre moyen d'un oeuf extérieur : 0,50 mm.			

Quoi qu'il en soit, les fécondités reportées pour les espèces froides ou tempérées s'avèrent très supérieures en général à celles que nous avons observées : 350 oeufs mûrs dans l'ovaire IV de T. raschii (ZELICKMAN 1960), 800 chez E. superba (MAUCHLINE 1968) par exemple. Des fécondités très faibles sont par contre relevées pour les espèces d'eaux chaudes : 3 à 20 pour Stylocheiron d'après MAUCHLINE et FISHER (1969).

Cependant, pour une même espèce, les caractéristiques sexuelles peuvent se révéler très différentes selon le milieu considéré. Ainsi, VORONINA (1964b) estime que, dans le Pacifique équatorial, l'intensité de la reproduction, pour beaucoup d'espèces diminue considérablement de l'est riche à l'ouest plus pauvre. MAUCHLINE (1968) crédite N. flexipes d'une fécondité de 170, alors que nous ne trouvons pour cette espèce, dans le milieu plus chaud du Pacifique

équatorial, qu'une valeur de 19; EINARSSON (1945) considère que les cycles d'une même espèce diffèrent aux extrêmités chaude et froide de son aire de présence; tel est également l'avis de ALLEN (1966), JENSEN (1958), MARGALEF (1967 a). BRINTON (1969) indique que N. difficilis et E. pacifica ont une période de reproduction limitée au printemps-été dans la partie subarctique de leurs distributions, alors que leur ponte devient pratiquement continue dans l'environnement plus constant du Courant de Californie.

En ce qui concerne l'importance de l'ovaire mûr par rapport à l'ensemble du corps, nos données (tableau 38) indiquent des valeurs comprises entre 5,4 % et 9,5 % en poids; elles sont donc un peu inférieures aux estimations de MAUCHLINE et FISHER (1969) qui se situent entre 8 % et 12 %.

4.2. Seuil de maturité des femelles

Le tableau 39 indique les pourcentages des stades ovariens en fonction du groupe de tailles considéré, pour les différentes espèces. Bien que la précision atteinte, du fait de l'adoption de groupes de tailles, soit inférieure à celle qu'eut permise la mesure individuelle des organismes, on dispose ici d'une estimation de la maturité des individus en fonction de leur âge. On remarquera que tous les stades ovariens n'ont pas été reconnus pour toutes les espèces, en particulier le stade I (immatures) ne se rencontre souvent que chez des animaux d'une taille inférieure à ceux utilisés pour cette analyse. Pour E. diomedae, aucun stade IV correspondant à la description type (cf. § 3.2.) n'a été identifié. On notera également que les pourcentages des divers stades se montrent très variables selon les espèces. Aucune signification intrinsèque ne doit être attribuée à ce fait, qui dépend uniquement de la durée du stade considéré. Il semble, par exemple, que la structure ovarienne répondant à notre définition du stade III ait une existence très courte chez N. flexipes, alors que la forme stade IV, longue chez B. amblyops, apparaît très brève chez T. pectinata.

Ces données seront reprises pour chaque espèce, au moment de leur analyse particulière (cf. § 5).

4.3. Seuil de fécondation des femelles

L'estimation du pourcentage de femelles fécondées en fonction de la taille, de leur stade ovarien ou de la saison s'établit aisément dans le cas des Euphausiacés, en dénombrant celles qui portent un ou plusieurs spermatophores. En milieu tempéré ou froid, on peut ainsi déterminer les périodes de

TABLEAU 39. Maturité ovarienne en fonction de la taille

Espèces	Nb. individus examinés	Groupes de tailles	St. I	St. II	St.III	St.IV
T. cristata	84	3,5	89 %	9 %	2 %	0 %
		5,0	0	36 %	28 %	36 %
		6,0	0	8 %	21 %	71 %
T. tricuspidata	985	2,5	14 %	48 %	30 %	7 %
		3,0 + 3,5	0,4 %	42 %	43 %	15 %
T. orientalis	184	3,0	47 %	9 %	9 %	6 %
		3,5	3 %	15 %	18 %	62 %
T. monacantha	356	3,0	17 %	41 %	25 %	17 %
		3,5	3 %	30 %	28 %	38 %
T. pectinata	178	2,5	100 %	0	0	0
		3,0	63 %	11 %	24 %	0
		3,5	3 %	25 %	59 %	9 %
T. aequalis	678	2,0	-	61 %	18 %	20 %
		2,5 + 3,0	-	32 %	21 %	48 %
N. boopis	340	2,5	8 %	19 %	35 %	31 %
		3,0 + 3,5	7 %	11 %	29 %	53 %
E. diomedae	4 006	1,6	-	58 %	42 %	-
		2,0 + 2,5	-	33 %	67 %	-
N. tenella	1 077	1,6	-	75 %	15 %	10 %
		2,0 + 2,5	-	50 %	35 %	15 %
E. gibboides	200	2,0	-	29 %	62 %	10 %
		2,5	-	16 %	64 %	20 %
		3,0	-	40 %	22 %	38 %
N. flexipes	212	2,0	-	55 %	11 %	34 %
		2,5 + 3,0	-	33 %	8 %	59 %
B. amblyops	101	2,0	-	57 %	15 %	29 %
		2,5	-	17 %	4 %	79 %
		3,0 + 3,5	-	2 %	8 %	90 %

Notes 1/ pour toutes les espèces, les observations ont été faites sur le matériel des croisières "Cyclone", sauf pour E. gibboides, N. flexipes et B. amblyops qui proviennent de récoltes des "Caride". T. cristata, peu représenté , a été retenu dans toutes les croisières.

2/ La somme des pourcentages des quatre stades ovariens est inférieure à 100 % lorsque le stade de certaines femelles n'a pu être déterminé.

3/ pour N. tenella, les pourcentages de la colonne "stade IV" correspondent en fait aux femelles portant des oeufs extérieurs.

reproduction les plus intenses : ZELICKMAN (1960) observe que, en mer de Barentz, la fréquence des femelles portant des spermatophores dépend de la saison et non du stade ovarien. En région tropicale ou équatoriale, on constate seulement que l'activité sexuelle est à peu près constante tout au long de l'année.

Le tableau 40 indique les pourcentages de femelles portant des spermatophores, dans les différents groupes de tailles, d'après l'ensemble des récoltes des croisières "Cyclone" (89 stations réparties sur 6 mois). On constate que :

- les stades III et IV (fin de maturation) sont fécondés pratiquement à 100 % pour toutes les espèces : cela confirme le caractère continu de la reproduction, toutes les femelles mûres étant fécondées, quelle que soit la saison. La recherche des fluctuations saisonnières de l'activité sexuelle ne pourra donc être basée que sur la variation du pourcentage de reproducteurs (femelles mûres) dans la population, mais non sur l'intensité de la fécondation.

- le pourcentage de femelles portant des spermatophores se montre très élevé (70 à 99 %) dès le début de la maturation ovarienne (stade II), alors que le nombre de femelles immatures (stade I) fécondées demeure très faible. Cela implique :

. que l'attraction sexuelle est liée au développement ovarien, et se manifeste dès le début de la maturation, ou bien que les possibilitée de fixation du spermatophore (structure du thelycum) ne se réalisent qu'à ce moment.

. que les spermatozoides conservent très longtemps leur pouvoir fécondant, la fertilisation des ovules ne se produisant que plusieurs semaines après la fixation du spermatophore (BARGMANN 1937 et 1945, ZELICKMAN 1958, MAUCHLINE et FISHER 1969).

- dans la plupart des cas, la proportion de femelles fécondées, qui augmente avec la maturité ovarienne, s'accroît également avec l'âge de la femelle : pour un même stade ovarien, le pourcentage de femelles portant un spermatophore est plus élevé pour les plus âgées.

4.4. Remarques sur le Sex Ratio

La plupart des auteurs ayant travaillé sur la biologie des crustacés pélagiques considèrent que les fluctuations du Sex Ratio apparaissent sans

TABLEAU 40. Seuil de fécondation : pourcentages de femelles portant des spermatophores, en fonction de leur taille et de leur stade ovarien (d'après les croisières "Cyclone").

Espèces	Groupes de tailles	St.I	St.II	St.III	St.IV	Moyenne
T. cristata (*)	3,5	0 %	66 %	100 %	–	10 %
	5,0	–	75 %	100 %	100 %	92 %
	6,0	–	100 %	100 %	100 %	100 %
	Moyenne	0 %	78 %	100 %	100 %	–
T. tricuspidata	2,5	17 %	83 %	96 %	96 %	79 %
	3,0 + 3,5	–	98 %	99 %	100 %	99 %
	Moyenne	17 %	87 %	97 %	98 %	–
T. orientalis	3,0	0 %	33 %	100 %	100 %	22 %
	3,5	0 %	88 %	100 %	100 %	98 %
	Moyenne	0 %	73 %	100 %	100 %	–
T. monacantha	3,0	0 %	99 %	100 %	100 %	83 %
	3,5	0 %	100 %	100 %	100 %	97 %
	Moyenne	0 %	99 %	100 %	100 %	–
T. pectinata	2,5	0 %	–	–	–	0 %
	3,0	14 %	78 %	100 %	–	41 %
	3,5	50 %	95 %	98 %	100 %	96 %
	Moyenne	9 %	90 %	98 %	100 %	–
T. aequalis	2,0	–	99 %	99 %	100 %	99 %
	2,5 + 3,0	–	99 %	100 %	100 %	99 %
	Moyenne	–	99 %	99 %	100 %	–
N. boopis	2,5	0 %	81 %	91 %	100 %	84 %
	3,0 + 3,5	0 %	53 %	88 %	100 %	85 %
	Moyenne	0 %	70 %	90 %	100 %	–
E. diomedae	1,6	0 %	88 %	94 %	100 %	90 %
	2,0 + 2,5	–	100 %	100 %	100 %	100 %
	Moyenne	0 %	90 %	94 %	100 %	91 %

(*) Effectifs très faibles.

rapports précis avec les phases du cycle et s'avèrent, de ce fait, très difficiles à interpréter (PONOMAREVA 1963, OMORI 1969, BURUKOVSKIY 1967). En théorie, on devrait constater une chute du Sex Ratio (mortalité des mâles) après la fécondation, une remontée (mortalité des femelles) après la ponte (MAUCHLINE 1960, PONOMAREVA 1968, MAUCHLINE et FISHER 1969); dans la pratique, ce schéma s'observe rarement.

Nos données, issues des récoltes des croisières "Cyclone", sont reportées dans le tableau 41.

On constate que le Sex Ratio (rapport mâles/femelles) décroît systématiquement des petites vers les grandes tailles, sauf pour T. pectinata chez qui aucune évolution n'est sensible. On peut en conclure :

- que les femelles atteignent une taille supérieure à celle des mâles (remarquons néanmoins que notre système de mesure des tailles accentue cette caractéristique, les femelles mûres présentant fréquemment un gonflement de la région thoracique qui les classe dans un groupe de tailles supérieur aux mâles de même longueur)

- que le Sex Ratio observé dans une série d'échantillons dépendra de la gamme des tailles récoltées : pour les espèces de petite taille dont on ne collecte que les plus gros individus, le pourcentage de femelles sera très élevé (E. diomedae, N. tenella); pour celles de grande taille au contraire, dont tous les adultes auront été échantillonnés, le Sex Ratio sera à peu près équilibré (T. cristata, T. tricuspidata, T. orientalis, T. monacantha...)

4.5. Distributions verticales différentielles des sexes et des stades ovariens

Il est particulièrement important de déceler d'éventuelles différences de répartition verticale des individus en fonction de leur sexe ou de leur maturité sexuelle, cette connaissance permettant seule de comprendre la distribution d'une espèce dont les divers constituants subissent des dérives différentes. Dans le Pacifique équatorial notamment, la stratification de courants opposés provoque un étalement des populations qui n'est que le reflet des déplacements imposés aux organismes en fonction de leur immersion moyenne (ROGER 1967 c).

Une situation du même type a été décrite à plusieurs reprises pour E. superba dans l'Antarctique (FRASER 1936, BURUKOVSKIY 1967, ORR et MARSHALL 1969); PONOMAREVA (1963) considère que les reproducteurs cessent de migrer

TABLEAU 41. Répartition des sexes selon la taille.

Espèces	Nb. d'individus examinés	Groupes de tailles	Mâles	Femelles
T. cristata	197	3,5 5,0 6,0	54 % 78 % 25 %	46 % 22 % 75 %
T. tricuspidata	1 935	2,5 3,0 + 3,5	51 % 34 %	49 % 66 %
T. orientalis	384	3,0 3,5	70 % 22 %	30 % 78 %
T. monacantha	692	3,0 3,5	57 % 37 %	43 % 63 %
T. pectinata	378	2,5 3,0 3,5	52 % 57 % 51 %	48 % 43 % 49 %
T. aequalis	1 073	2,0 2,5 + 3,0	45 % 8 %	55 % 92 %
N. boopis	490	2,5 3,0 + 3,5	46 % 6 %	54 % 94 %
E. diomedae	4 754	1,6 2,0 + 2,5	17 % 1 %	83 % 99 %
N. tenella	1 117	1,6 2,0 + 2,5	4 % 1 %	96 % 99 %
E. gibboides	365	2,0 2,5 3,0	52 % 48 % 29 %	48 % 52 % 71 %
N. flexipes	457	2,0 2,5 + 3,0	63 % 45 %	37 % 55 %
B. amblyops	155	2,0 2,5 3,0 + 3,5	53 % 37 % 20 %	47 % 63 % 80 %

vers la surface, tandis que les stades larvaires et juvéniles demeurent superficiels; MARGALEF (1967 a) admet que les espèces pélagiques utilisent les courants pour se déplacer horizontalement, en fonction de la phase du cycle à laquelle se trouvent les individus.

Les données dont nous disposons ne permettent malheureusement pas d'étudier en détail cette question : si nous avons mis en évidence que, pour une même espèce, les individus avaient tendance à occuper un biotope d'autant plus profond qu'ils étaient plus âgés, les récoltes du filet fermant OMORI, seules suffisamment précises, fournissent des effectifs beaucoup trop réduits pour qu'on puisse les fractionner en plusieurs catégories (sexes et stades ovariens). Cette importante question fera l'objet de recherches complémentaires dès qu'il sera possible d'entreprendre un programme de récoltes adéquat (cf. § Perspectives de recherches).

Pour le moment, nous remarquerons seulement que les deux constatations que nous avons faites précédemment : d'une part une immersion moyenne croissant avec l'âge des organismes (ch. IV § 3.7), d'autre part un pourcentage de femelles mûres plus élevé dans les grandes tailles (ch. VI § 4.2), impliquent la probabilité d'une répartition verticale moyenne plus superficielle pour les individus immatures que pour les reproducteurs.

5. Recherches sur les cycles :

Ainsi qu'il a été dit au § 3, nous rechercherons, à partir des données des croisières "Caride", si la distribution saisonnière des groupes de tailles, corroborée par celle des stades ovariens, fait apparaître des classes dominantes dont on peut suivre l'évolution dans le temps. Dans l'affirmative, on pourra, d'une part, en déduire les périodes de reproduction les plus intenses, d'autre part, obtenir une première approximation des courbes de croissance des espèces. Préalablement, les caractéristiques propres à chaque espèce seront rappelées (seuil de maturité et de fécondation) ou décrites (stades ovariens dans la mesure où ils diffèrent du schéma type déjà proposé).

Comme nous l'avons déjà fait remarquer, on ne dispose, pour les Euphausiacés tropicaux ou équatoriaux pélagiques, d'aucune hypothèse a priori, de sorte qu'il nous sera à peu près impossible de choisir entre deux manières différentes de relier entre elles les classes modales. Cet état de fait nous a conduit à procéder de la manière suivante : on recherche quelle espèce présente la situation la moins confuse et on en établit la courbe de croissance probable; on utilise ensuite cette estimation comme référence, pour

décider par analogie des choix qui se poseraient dans les autres cas, en admettant qu'il serait peu vraisemblable que des espèces appartenant à une famille homogène comme celle des Euphausiacés, et occupant le même biotope, présentent des cycles fondamentalement différents.

En fonction de ces considérations, nous avons choisi T. tricuspidata comme espèce type et c'est par la recherche de son cycle que nous commencerons; le détail du processus suivi ne sera décrit que pour cette espèce, les autres étant traitées selon les mêmes techniques.

5.1. Thysanopoda tricuspidata

5.1.1. Notes préliminaires

7 013 individus de cette espèce, classés en groupes de tailles, ont été identifiés dans le matériel des 109 stations retenues. Sur ce nombre, 6 055 appartenant aux groupes de tailles 3,5/3,0/2,5 ont été analysés pour établir l'évolution des stades ovariens. On n'a pas observé chez cette espèce de stade IV très évolués; le stade le plus avancé ne comporte que quelques gros oeufs translucides au milieu d'une majorité d'autres encore complètement opaques. Les stades I, II et III apparaissent conformes à la description type, donnée précédemment. On constate en effet dans le tableau 39 que la proportion des stades IV demeure très faible. Sur l'ensemble du cycle, 37% des femelles de 26 à 30mm de longueur sont mûres ou en fin de maturation (stades III et IV), ce pourcentage s'élevant à 58% pour les femelles de plus de 30mm; pratiquement toutes les femelles (96% à 100%) parvenues à ces stades sont fécondées (cf. tableau 40).

Les effectifs, pourcentages, et représentativités moyennes des groupes de tailles au cours de l'année sont reportés dans le tableau 42; le tableau 43 rend compte de l'évolution des stades ovariens et du Sex Ratio.

5.1.2. Recherche du cycle

Nous avons précédemment exposé (cf. fig. 58) le procédé utilisé pour mettre en évidence d'éventuelles fluctuations des pourcentages respectifs des diverses classes d'âge; en procédant de la même manière, on peut représenter à partir des données du tableau 42, l'évolution saisonnière de la structure d'âge de la population, en ne faisant figurer que la représentativité relative des différentes tailles au cours des 5 séries de prélèvements. En reliant entre eux les maxima observés (la fiabilité de cette opération sera

TABLEAU 42. Effectifs, pourcentages et représentativités relatives (% de $\bar{m}$%) des classes d'âge (tailles) de T. tricuspidata dans le Pacifique équatorial central.

Croisières	Tailles	3.5	3.0	2.5	2.0	1.6	1.2	0.9	0.7	TOTAL
CA.I	Nb.	186	1 642	2 340	485	101	18	18	6	4 796
	%	3,9%	34,2 %	48,8 %	10,1%	2,1%	0,4%	0,4%	0,1%	–
(Oct.)	% $\bar{m}$ %	279	94	100	160	62	36	20	17	–
CA. II	Nb.	10	224	442	39	21	7	30	12	785
	%	1,3%	28,5 %	56,3 %	5,0%	2,7%	0,9%	3,8%	1,5%	–
(Déc.)	% $\bar{m}$ %	93	79	115	79	79	82	190	250	–
CA. III	Nb.	8	221	279	47	38	18	19	6	636
	%	1,3%	34,4 %	43,9 %	7,4%	6,0%	2,8%	3,0%	0,9%	–
(Fév.)	% $\bar{m}$ %	93	96	90	117	176	255	150	150	–
CA. IV	Nb.	4	134	497	25	27	10	21	4	722
	%	0,6%	18,6 %	68,9 %	3,5%	3,7%	1,4%	2,9%	0,6%	–
(Juill.)	% $\bar{m}$ %	43	51	141	56	109	127	145	100	–
CA. V	Nb.	0	48	20	4	2	0	0	0	74
	%	0	64,9 %	27,0 %	5,4%	2,7%	0	0	0	–
(Sept.)	% $\bar{m}$ %	0	179	55	86	79	0	0	0	–
Total	Nb.	208	2 269	3 578	600	189	53	88	28	7 013
	%$\bar{m}$	1,4%	36,2 %	49,0 %	6,3%	3,4%	1,1%	2,0%	0,6%	–

TABLEAU 43. T. tricuspidata : Sex Ratio et stades ovariens (Groupes de tailles 2,5/3,0/3,5).

Croisières	♀ II	♀ III	♀ IV	Sex Ratio
CA. I (Oct.)	41 %	27 %	31 %	0,86
CA. II (Déc.)	41 %	42 %	17 %	1,04
CA. III(Fév.)	39 %	29 %	32 %	1,10
CA. IV (Juill.)	77 %	15 %	7 %	1,42
CA. V (Sept.)	27 %	41 %	32 %	0,97

discutée aux § 5.1.3 et 6), on obtient une image de la croissance des classes dominantes (fig. 59) à partir de laquelle le cycle de l'espèce peut se décrire de la manière suivante :

- début octobre 1968, on observe un pic d'adultes de très grande taille (3,5), dans lequel les femelles sont mûres (31% de stade IV). On peut donc penser qu'une ponte est imminente, ou en cours depuis peu puisqu'on n'observe pas encore de jeunes (peu de 0,7 - 0,9). On note également la présence d'une génération intermédiaire (taille 2,0)
- début décembre 1968, un maximum de jeunes (0,7 - 0,9) confirme qu'une ponte a bien eu lieu en octobre-novembre. Cette activité reproductrice est maintenant très ralentie, le stock d'adultes, dans lequel on remarque en outre le faible pourcentage de femelles mûres (17% au stade IV), ayant beaucoup diminué. La génération intermédiaire présente un mode à la taille 2,5.
- fin février 1969, les deux générations observées à la précédente croisière ont déplacé leur classe modale en 1,2/1,6 et en 3,0 respectivement. Bien que ce dernier mode soit peu marqué, le nombre total des reproducteurs (tailles 3,0 et 3,5) apparaît assez important, et de plus la proportion de femelles mûres y est élevée (32% de stade IV); l'accession de cette génération d'individus à l'état de reproducteurs permet de prévoir une recrudescence relativement prochaine de la ponte (Avril).
- début juillet 1969, les plus petites tailles observées sont les 0,9-1,2, qui représentent très vraisemblablement la nouvelle génération issue de la ponte d'avril. La faiblesse du stock de reproducteurs (la classe modale la plus élevée n'est qu'à 2,5) et le nombre restreint de femelles mûres (7% de stade IV) indiquent une activité de ponte ralentie.
- fin septembre 1969 au contraire, une très forte proportion d'adultes (3,0) dont les femelles sont mûres (32% de stade IV) annonce la reprise prochaine d'une intense activité de reproduction. Par ailleurs, l'absence des petites tailles permet de penser qu'aucune ponte importante n'a eu lieu depuis avril.

5.1.3. Remarques sur le cycle de T. tricuspidata

Le cycle tel que nous venons de le décrire est déduit de l'analyse de la figure 59, dont la fiabilité repose sur deux postulats :
- les modes observés sont réels, et ne proviennent pas de fluctuations aberrantes de l'échantillonnage.
- une même population a été prospectée au cours des cinq croisières (fait

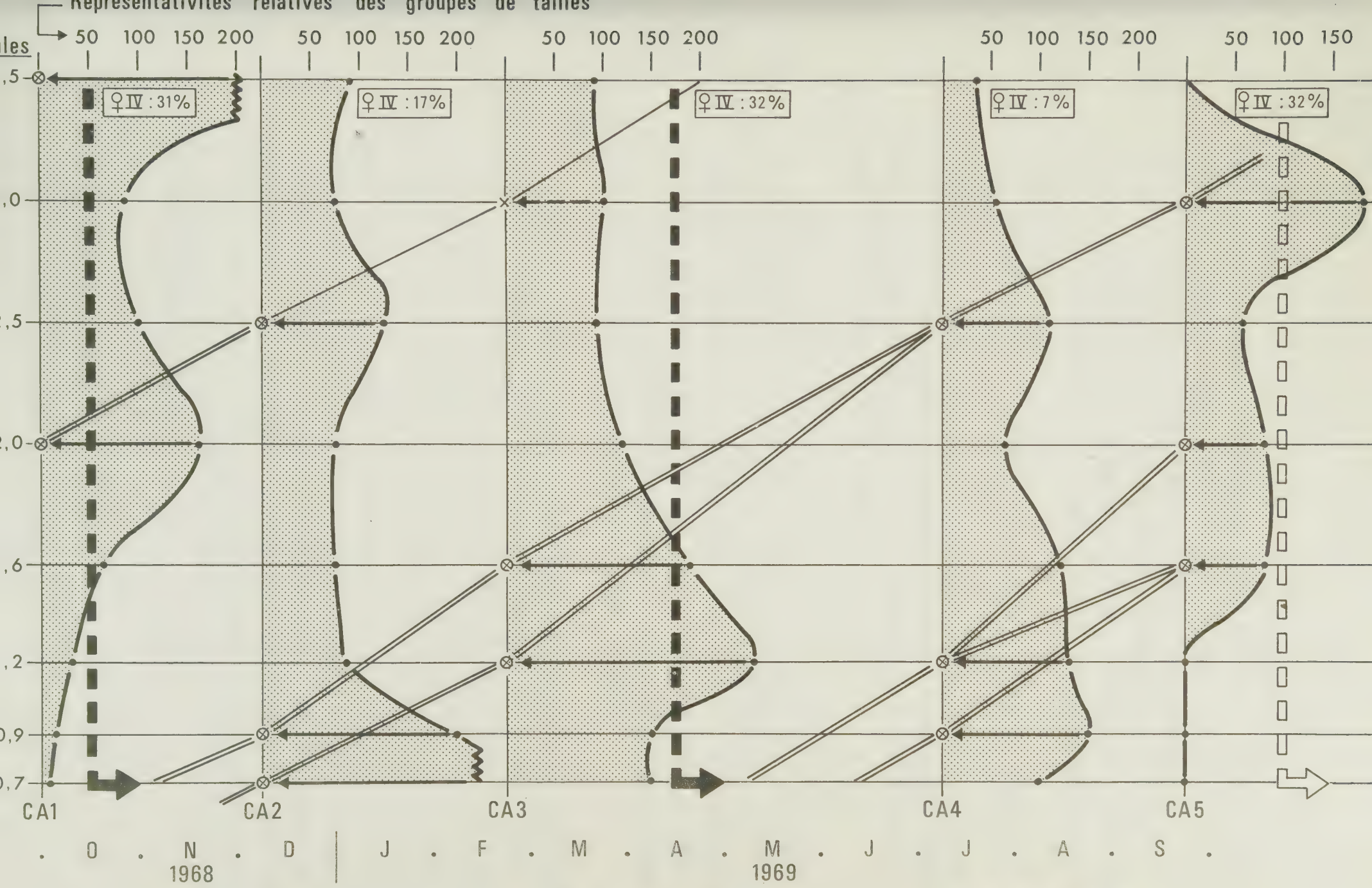


Fig. 59_ Cycle de T. tricuspidata

Ponte

probable dans les courants équatoriaux) et par conséquent ces modes, constituant une filiation, peuvent être reliés entre eux.
Ceci étant, on constate qu'il n'existe que deux possibilités :
- ou bien la filiation réelle est celle schématisée sur la figure 59
- ou bien le cycle est très rapide, et les classes modales observées à une croisière se trouvent déjà remplacées par celles d'une autre génération à la campagne suivante.

La seconde alternative supposerait un cycle entièrement bouclé (de l'éclosion à la mort) en 6 mois environ ce qui paraît très bref; nous admettrons donc que le cycle tel que schématisé sur la figure 59 représente la situation la plus probable, sans pour autant rejeter entièrement l'hypothèse d'un cycle deux fois plus bref, que l'espacement des observations ne permettrait pas de mettre en évidence.

Les valeurs du Sex Ratio, reportées dans le tableau 43, n'apparaissent pas très démonstratives. On note tout au plus que la proportion de mâles est au plus bas lorsque la ponte est en cours (CA. I = octobre 1968 : S.R. =0,86) ou imminente (CA. V = septembre 1969 : S.R. = 0,97); elle est au contraire plus élevée lorsque la ponte est encore éloignée (CA. III = février 1969 : S.R. = 1,10) ou que l'activité reproductrice se ralentit (CA. II = décembre 1968 : S.R. = 1,04; CA. IV = juillet 1969 : S.R. = 1,42).

Au point de vue distribution longitudinale des tailles, on peut s'attendre, dans un milieu très stratifié où se superposent des courants de sens contraires, à un étalement de la population par classes d'âges, si celles-ci n'ont pas la même immersion moyenne. On constate en effet une tendance systématique des plus grandes (3,0-3,5) et des plus petites tailles (0,7-0,9-1,2-1,6) à se grouper à l'est de la région (vers 140°W), qui apparaît ainsi comme la zone où la reproduction s'effectue préférentiellement; les tailles intermédiaires (2,0/2,5) par contre, tendent à s'étaler vers l'ouest. La figure 60 schématise la répartition longitudinale des classes modales. On voit une fois de plus pourquoi des prélèvements perpendiculaires aux courants sont absolument inadaptés à la recherche des cycles; des croisières nord-sud sur 150°W par exemple n'eussent permis aucune estimation de l'évolution des classes d'âge dans le temps.

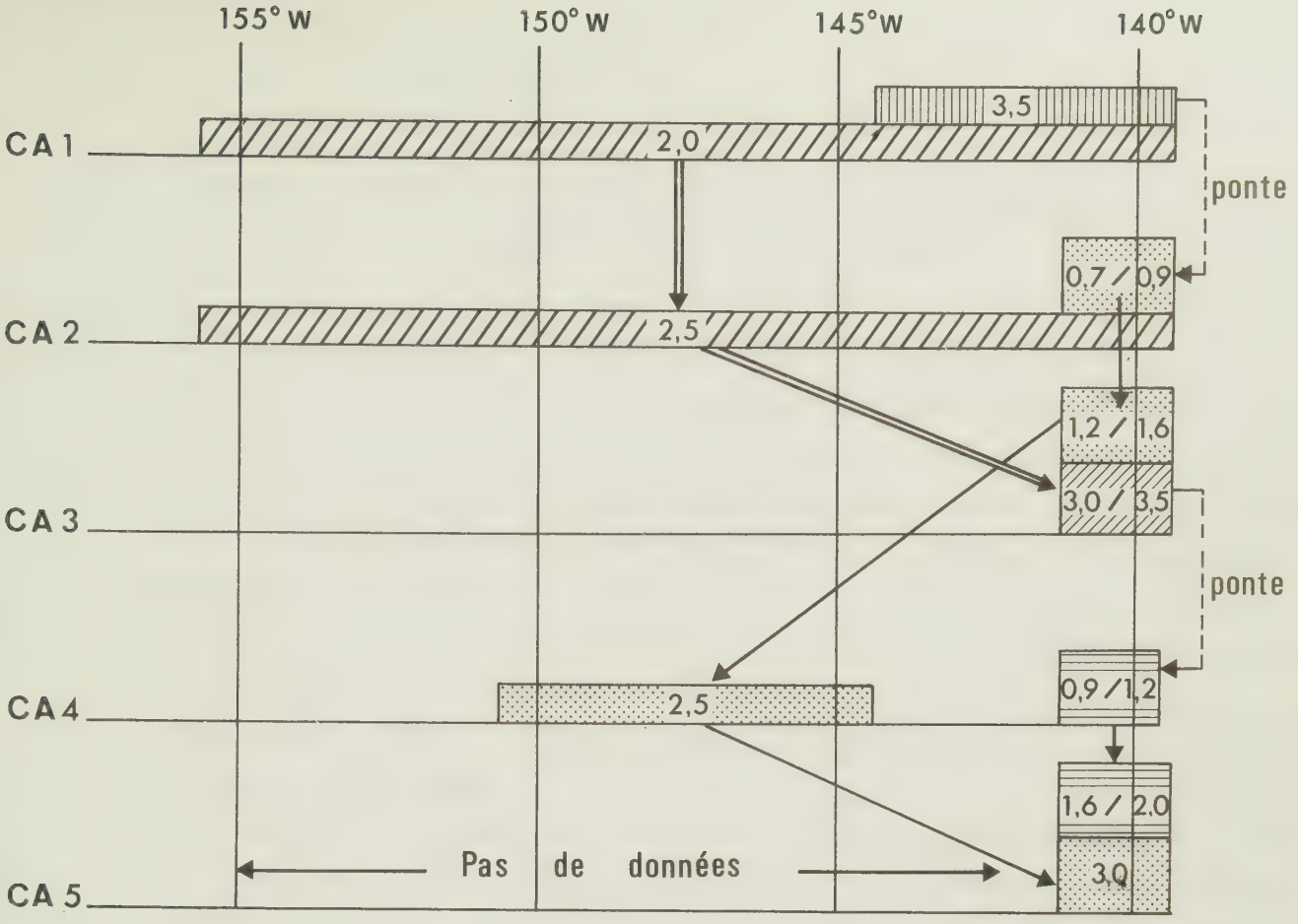


Fig.60 _ T. tricuspidata : distributions longitudinales schématiques des classes modales.

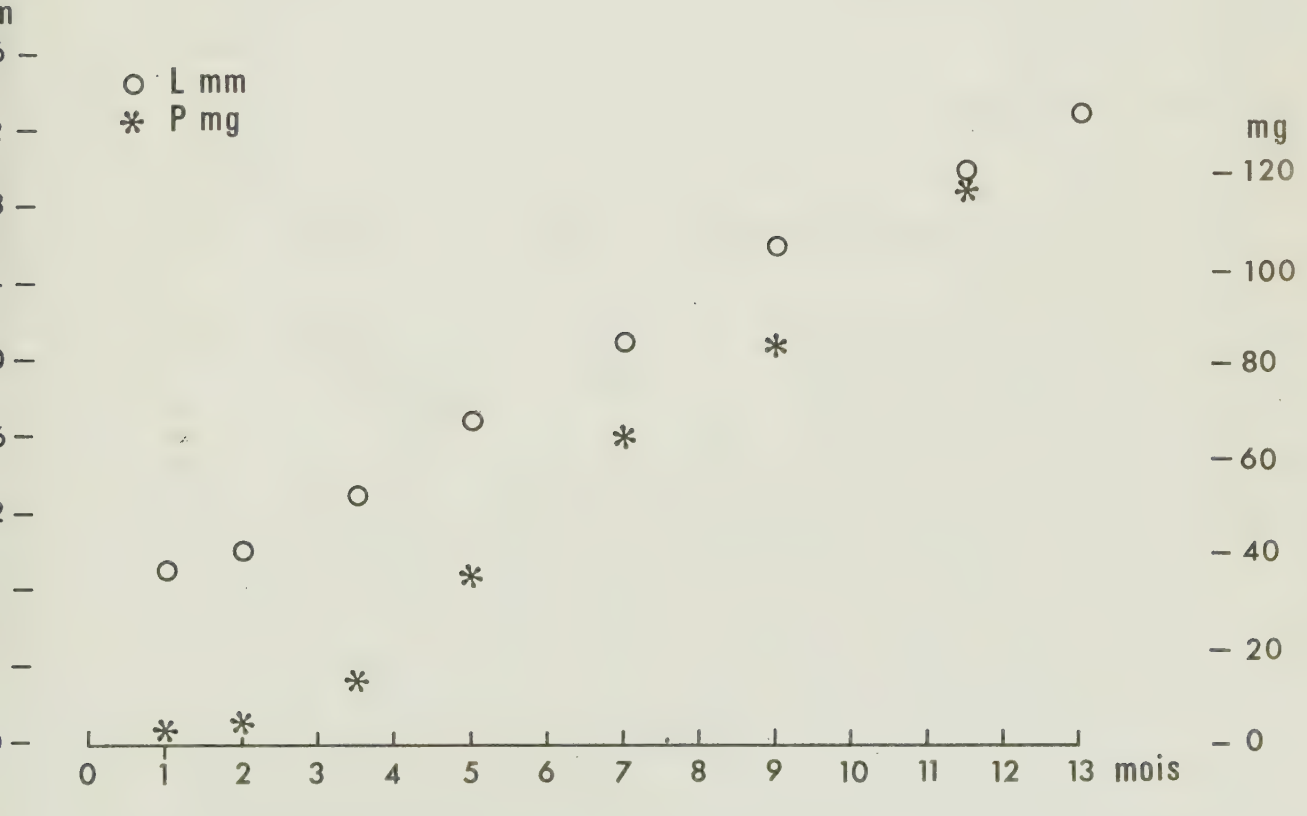


Fig.61 _ Croissance de T. tricuspidata

5.1.4. Conclusions sur le cycle de T. tricuspidata et évaluation de la courbe de croissance.

On observe donc une période de ponte très active d'octobre à avril, avec cependant un ralentissement sensible en janvier-février; au contraire, l'activité reproductrice semble très réduite de mai à septembre. Le raccordement annuel des cycles se fait remarquablement bien, puisque les situations observées en octobre 1968 (CA.I) et en septembre 1969 (CA.V) apparaissent très semblables. Remarquons que les périodes de ponte les plus intenses se situent à la fin des saisons de production primaire maximale, telles que définies par OWEN et ZEITZSCHEL (1970) : août-septembre et février-mars. Bien qu'il soit impossible de déterminer ici s'il s'agit ou non d'une coïncidence sans signification, notons qu'un tel synchronisme a fréquemment été signalé (EINARSSON 1945, ZELICKMAN 1960, PONOMAREVA 1963). En rappelant les réserves déjà faites quant à la fiabilité de la situation observée, on peut proposer pour T. tricuspidata les caractères suivants :

- ponte vers 1 an, suivie de mort à délai relativement bref, de sorte que la durée de vie serait de l'ordre de 13 à 14 mois pour les femelles; à en juger par le petit nombre de mâles atteignant les plus grandes tailles (cf. tableau 41), la durée de vie de ceux-ci ne devrait guère excéder 12 mois.
- l'âge des groupes de tailles, ainsi que les équivalences longueur et poids, figurent dans le tableau 44.

TABLEAU 44. Croissance de T. tricuspidata

Groupes de tailles	âge (mois)	Longueur (mm)	poids (mg)
0,7	1	9	(env. 2)
0,9	2	10	5
1,2	3,5	13	17
1,6	5	17	38
2,0	7	21	65
2,5	9	26	85
3,0	11,5	30	116
3,5	13	33	(env.250)

On peut en déduire directement la courbe de croissance approchée de l'espèce (fig. 61). En admettant un accroissement en longueur sensiblement linéaire en fonction du temps, la croissance moyenne de T. tricuspidata serait de 2 mm/mois environ.

5.2. Thysanopoda monacantha

5.2.1. Notes préliminaires

Pour l'ensemble des 109 stations retenues, le nombre d'individus de cette espèce s'élève à 2 031 organismes répartis en 8 groupes de tailles (0,7 à 3,5). Les tailles 3,0 à 3,5 (adultes), seules considérées pour l'étude de l'évolution des stades ovariens et du Sex Ratio sont représentées par 1 425 spécimens.

Les stades ovariens observés correspondent au schéma type décrit au paragraphe 3.2. Le tableau 39 indique que, en moyenne, 42% des femelles ayant une longueur de 30 à 35mm sont mûres ou en fin de maturation ovarienne (stade III et IV); ce pourcentage s'élève à 66% pour les femelles d'une longueur supérieure à 35 mm.

D'après le tableau 40, on constate que 83% des femelles de 30 à 35 mm, et 97% de celles de plus de 35 mm portent un ou plusieurs spermatophores, les seules non fécondées étant les immatures.

Les effectifs, pourcentages et représentativités relatives des classes d'âge sont rassemblés dans le tableau 45; le tableau 46 indique la distribution annuelle des stades ovariens et du Sex Ratio.

5.2.2. Recherche du cycle

En procédant de la même manière que pour T. tricuspidata, on peut établir, à partir des données du tableau 45, un schéma de l'évolution dans le temps des classes modales (fig. 62).

L'analyse de cette représentation conduit à décrire le cycle probable de l'espèce de la manière suivante :

- début octobre 1968, on note un maximum d'adultes de très grande taille (3,5) dans lequel les femelles se trouvent au stade ovarien IV : selon toute vraisemblance, une ponte est en cours. On constate également la présence d'un pic de très jeunes (0,7 et 0,9) indiquant qu'une activité de ponte importante a eu lieu quelques semaines auparavant. Nous pouvons donc conclure que septembre et octobre 1968 constituent des périodes de ponte active.

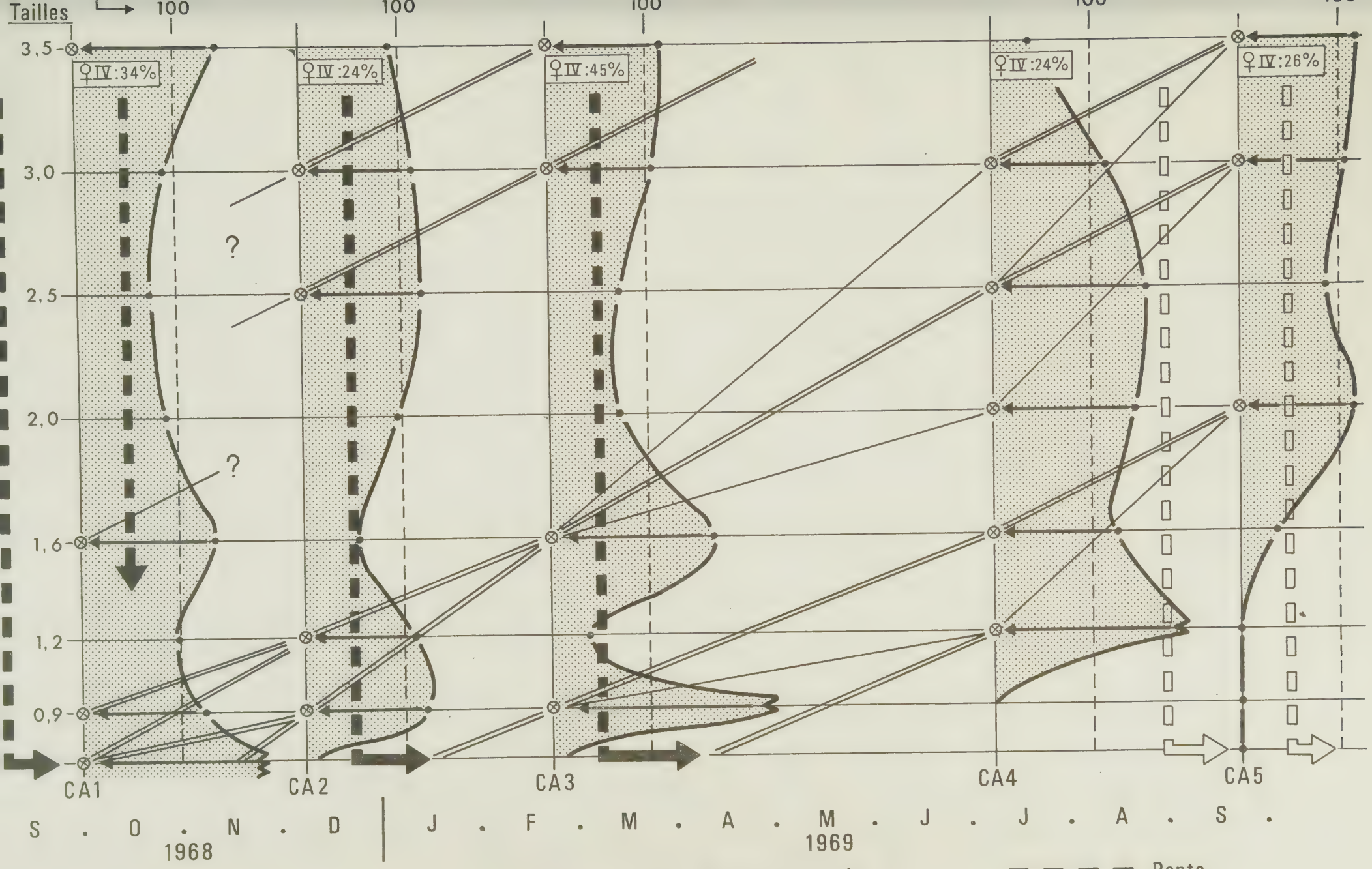


Fig. 62_Cycle de T. monacantha

TABLEAU 45. Effectifs, pourcentages et représentativités relatives (% de $\bar{m}$ %) des classes d'âge (tailles) de T. monacantha dans le Pacifique équatorial central.

Croisières	Tailles	3.5	3.0	2.5	2.0	1.6	1.2	0.9	0.7	Total
CA. I (Oct.)	Nb.	347	409	124	80	55	10	7	2	1 034
	%	33,6%	39,6%	12,0%	7,7%	5,3%	1,0%	0,7%	0,2%	-
	% $\bar{m}$ %	146	86	74	87	133	100	117	500	-
CA. II (Déc.)	Nb.	91	223	87	39	9	5	3	0	457
	%	19,9%	48,8%	19,0%	8,5%	2,0%	1,1%	0,7%	0	-
	% $\bar{m}$ %	87	106	117	96	50	110	117	0	-
CA.III (Fév.)	Nb.	59	108	27	14	15	1	4	0	228
	%	25,9%	47,4%	11,8%	6,1%	6,6%	0,4%	1,8%	0	-
	% $\bar{m}$ %	113	103	72	69	165	40	300	0	-
CA. IV (Juill)	Nb.	21	115	59	30	11	6	0	0	242
	%	8,7%	47,5%	24,4%	12,4%	4,5%	2,5%	0	0	-
	% $\bar{m}$ %	38	103	150	139	113	150	0	0	-
CA. V (Sept.)	Nb.	19	33	10	7	1	0	0	0	70
	%	27,1%	47,1%	14,3%	10,0%	1,4%	0	0	0	-
	% $\bar{m}$ %	118	102	88	112	35	0	0	0	-
Total	Nb.	537	888	307	170	91	22	14	2	2 031
	% $\bar{m}$	23,0%	46,1%	16,3%	8,9%	4,0%	1,0%	0,6%	0,04%	-

TABLEAU 46. T. monacantha : Sex Ratio et stades ovariens. (groupes de tailles 3,0 et 3,5)

Croisières	♀ II	♀ III	♀ IV	Sex Ratio
CA. I (Oct.)	42 %	24 %	34 %	0,74
CA. II (Déc.)	52 %	23 %	24 %	0,90
CA. III(Fév.)	35 %	20 %	45 %	1,00
CA. IV (Juill.)	41 %	35 %	24 %	0,96
CA. V (Sept.)	44 %	30 %	26 %	0,93

On remarque en outre la présence d'une génération intermédiaire (groupe de tailles 1,6)

- début décembre 1968, la situation observée suggère une activité de ponte ralentie : les plus gros spécimens (3,0), d'origine incertaine, ne sont pas mûrs (stade II) et ne pondront sans doute que fin décembre-début janvier. Les plus petits individus sont les 0,9-1,2 provenant des 0,7-0,9 d'octobre; les 2,0-2,5 dérivent peut être des 1,6 de la précédente campagne, mais cette filiation n'est pas évidente.

- fin février 1969, la présence d'un pic de 0,9 signale qu'un maximum de ponte a bien eu lieu en janvier, ainsi que la situation décrite à CA.II le laissait prévoir. Les plus grandes tailles (3,0-3,5) sont déjà sexuellement mûres (stade IV), annonçant une recrudescence prochaine de la ponte (mars). Les 1,6 proviennent des 0,9-1,2 de décembre.

- début juillet 1969, l'absence de jeunes (0,7-0,9) permet de penser qu'aucune intensification de la ponte ne s'est produite récemment : le plus petit groupe de tailles (1,2), provient selon toute vraisemblance de la ponte de mars annoncée précédemment. Les plus gros organismes ne sont pas encore mûrs (st.III), indiquant que le prochain maximum de ponte n'est pas imminent

- fin septembre 1969, on remarque une absence de toutes les tailles inférieures à 2,0, traduisant l'éloignement de la dernière ponte importante, qui remonte à mars. Il est possible qu'une ponte ait cependant eu lieu quelques semaines auparavant, mais les larves et juvéniles qui en sont issus, plus petits que les 0,7, n'ont pas été retenus par notre chalut. Il est également possible que la ponte des plus gros spécimens ne se soit pas encore effectuée et n'aie lieu qu'en octobre, bien que ces individus ne soient pas encore mûrs pour la plupart d'entre eux. Quoi qu'il en soit, par la présence d'un maximum d'organismes de grande taille (3,0-3,5) aptes à se reproduire, septembre-octobre 1969 se révèlent être une période de ponte, en cours ou imminente, comme l'étaient ces mêmes mois en 1968. Il faut cependant rappeler que la situation de septembre 1969 ne nous est connue que par des prélèvements effectués en un seul point, puisque "Caride" V a été réalisée au point fixe à 140°W, sans la couverture est-ouest obtenue au cours des autres croisières. Nous nous trouvons donc dans le 1er cas de la figure 57, et un doute subsiste quant à la représentativité de la population échantillonnée : il est fort possible que des jeunes (0,7-0,9) soient déjà issus d'une ponte ayant eu lieu en août-septembre, mais qu'ils se soient situés plus à l'ouest ou plus à l'est.

5.2.3. Remarques sur le cycle de T. monacantha

L'analogie avec le cycle de T. tricuspidata apparaît très grande, tant en ce qui concerne la vitesse de croissance que les périodes de ponte. Ici encore, compte tenu de l'espacement des croisières, on ne peut toutefois rejeter catégoriquement l'hypothèse d'un cycle très rapide (6 mois) dont les classes modales observées ne seraient qu'une image "ralentie" par un phénomène de stroboscopie.

Les variations du Sex Ratio (cf. tableau 46) sont assez confuses. On remarque toutefois que le rapport mâles/femelles, en ce qui concerne les reproducteurs (tailles 3,0 et 3,5) s'élève à 0,74 en octobre 1968, période à laquelle une ponte est largement en cours; pour les autres croisières, qui précèdent toutes une période de recrudescence de la ponte, le Sex Ratio s'établit à 0,90/1,00/0,96/0,93. Ce fait, sans être flagrant, suggère néanmoins que la mortalité des mâles s'accentue après la fécondation.

Comme pour l'espèce précédente, on note une tendance des diverses classes d'âges à se répartir de manière différente en longitude. On constate en effet, par exemple dans le cas de la génération issue de la ponte de septembre 1968, que les 0,7-0,9 se situent surtout à l'est (135-142° W); en décembre 1968, les 0,9-1,2 qui en proviennent se trouvent en majorité au centre (142-147°W) et à l'ouest (147-155° W); en juillet 1969, évolués en 2,0/2,5/3,0, ils tendent à regagner la région est, où se produira la nouvelle ponte.

5.2.4. Conclusions sur le cycle de T. monacantha et estimation de la croissance

Dans le Pacifique équatorial central, cette espèce semble donc avoir deux périodes de ponte particulièrement intense (il est bien entendu que la ponte se produit toute l'année, mais à un rythme plus ou moins élevé) : septembre-octobre et janvier-mars, séparées par un ralentissement en novembre-décembre. On observe au contraire une longue période d'activité reproductrice moins intense d'avril à août. Le raccordement annuel est très net aux deux extrémités de la série d'observations, puisqu'on retrouve, en septembre-octobre 1969, une situation proche de celle décrite en septembre-octobre 1968 (ponte en cours ou imminente), avec peut être un léger retard de 1969 sur 1968. En considérant la génération issue de la ponte de septembre-octobre 1968, on obtient pour T. monacantha les caractéristiques suivantes :

- la ponte aurait lieu vers 1 an
- les animaux meurent sans doute peu après, les tailles 3,5 disparaissant après la ponte. La durée de vie serait de l'ordre de 15 mois pour les femelles, sans doute guère plus de 12 mois pour les mâles.
- la croissance en longueur des individus se révèle sensiblement rectiligne (fig. 63) et s'élève à 2mm par mois en moyenne. L'âge des différents groupes de tailles s'établirait tel que figuré dans le tableau 47.

TABLEAU 47. Croissance de T. monacantha

Groupes de tailles	âge (mois)	Longueur (mm)	poids (mg)
0,7	1	8	3
0,9	2	9	13
1,2	3,5	13	20
1,6	6	16	35
2,0	8	19	59
2,5	10,5	24	100
3,0	12,5	30	196
3,5	14	35	287

La croissance linéaire en taille implique un accroissement en poids (fig. 63) de type exponentiel ($\Delta p/p$ = Cte). A partir des équivalences groupe de tailles/longueur/poids (cf. tableau 4), on obtient en effet :

$$\frac{\Delta p}{p} = \frac{10}{8} = 1{,}25 \text{ entre 1 et 2 mois}$$

$$= \frac{5}{16} = 0{,}31 \text{ " 2 et 3,5 "}$$

$$= \frac{6}{27} = 0{,}22 \text{ " 3,5 et 6 "}$$

$$= \frac{13}{47} = 0{,}28 \text{ " 6 et 8 "}$$

$$= \frac{16}{80} = 0{,}20 \text{ " 8 et 10,5 "}$$

$$= \frac{48}{150} = 0{,}32 \text{ " 10,5 et 12,5 "}$$

$$= \frac{60}{240} = 0{,}25 \text{ " 12,5 et 14 "}$$

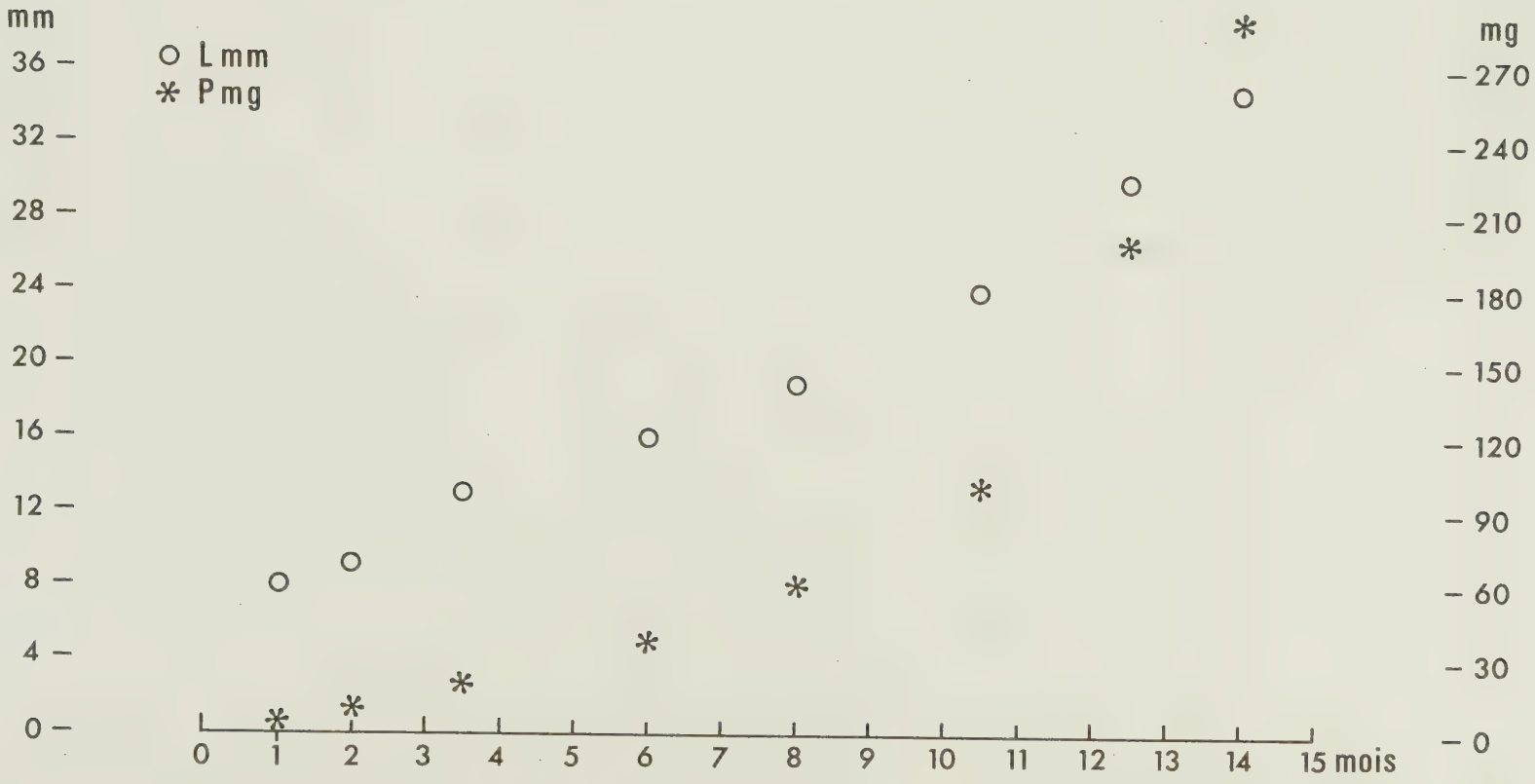


Fig.63_ Croissance de T. monacantha

On peut donc considérer que, jusqu'à 2 mois environ, l'animal double son poids chaque mois; ensuite, pendant tout le reste de sa vie, il gagne environ 1/4 de son poids chaque mois (Δ p/p $\neq$ Cte. $\neq$ 0,25).

5.3. Thysanopoda acqualis

5.3.1. Notes préliminaires

Au total, 2 747 individus de cette espèce sont disponibles, dont 1 033 pour l'établissement des stades ovariens et du Sex Ratio (tailles 2,0 et 2,5).
Les stades ovariens correspondent sensiblement au type décrit au § 3.2.
On a toutefois observé fréquemment des oeufs très évolués qui n'étaient pas translucides, de sorte que ce dernier caractère ne semble pas constituer, pour cette espèce, un critère constant de maturité.

D'après les tableaux 39 et 40, on constate que, en moyenne sur l'ensemble du cycle, 38% des femelles de 18 à 20mm se trouvent en fin de maturation ovarienne (stades III et IV), cette proportion s'élevant à 69% pour les femelles de plus de 20mm de long; toutes portent des spermatophores.

Le tableau 48 rassemble les données concernant la représentativité relative des groupes de tailles; celles qui se rapportent aux stades ovariens et au Sex Ratio sont groupées dans le tableau 49.

5.3.2. Recherche du cycle

La figure 64 traduit les données disponibles. On y observe une situation moins claire que pour les espèces précédentes; en particulier, on voit mal comment la structure constatée en décembre 1968 peut être issue de celle de septembre (on pouvait d'ailleurs remarquer déjà un certain hiatus entre "Caride" I et "Caride" II pour T. monacantha).
Les principaux faits sont les suivants :
- début octobre 1968, on note principalement la présence d'une proportion importante de reproducteurs (tailles 2,0 et 2,5), dont les femelles sont en grande partie parvenues au terme de leur maturation (43% de stade IV). Une ponte active est donc en cours ou imminente, tandis qu'un petit pic de jeunes (0,9) indique que la reproduction a débuté depuis déjà quelques semaines au moins.

TABLEAU 48. Effectifs, pourcentages et représentativités relatives (% de $\bar{m}$ %) des classes d'âges (tailles) de T. aequalis dans le Pacifique équatorial central.

Croisières	Tailles	2,5	2,0	1,6	1,2	0,9	0,7	Total
CA. I (Oct.)	Nb.	89	544	597	198	121	12	1 561
	%	5,7%	34,8%	38,2%	12,7%	7,8%	0,8%	-
	% $\bar{m}$ %	116	110	96	89	91	73	-
CA. II (Déc.)	Nb.	10	140	172	59	32	7	420
	%	2,4%	33,3%	41,0%	14,0%	7,6%	1,7%	-
	% $\bar{m}$ %	49	105	104	99	88	155	-
CA. III (Fév.)	Nb.	19	125	129	64	80	4	421
	%	4,5%	29,7%	30,6%	15,2%	19,0%	1,0%	-
	% $\bar{m}$ %	92	94	77	107	221	91	-
CA. IV (Juill.)	Nb.	3	69	122	49	23	5	271
	%	1,1%	25,5%	45,0%	18,1%	8,5%	1,8%	-
	% $\bar{m}$ %	22	80	114	127	99	164	-
CA. V (Sept.)	Nb.	8	26	32	8	0	0	74
	%	10,8%	35,1%	43,2%	10,8%	0	0	-
	% $\bar{m}$ %	220	111	109	76	0	0	-
Total	Nb.	129	904	1 052	378	256	28	2 747
	% $\bar{m}$	4,9%	31,7%	39,6%	14,2%	8,6%	1,1%	-

TABLEAU 49. T. aequalis : Sex Ratio et stades ovariens (groupes de tailles 2,0 et 2,5).

Croisières	$\frac{O}{+}$ II	$\frac{O}{+}$ III	$\frac{O}{+}$ IV	Sex Ratio
CA. I (Oct.)	36 %	21 %	43 %	0,53
CA. II (Déc.)	40 %	20 %	40 %	0,45
CA. III (Fév.)	41 %	20 %	39 %	0,29
CA. IV (Juill.)	49 %	24 %	27 %	0,19
CA. V (Sept.)	35 %	10 %	55 %	0,50

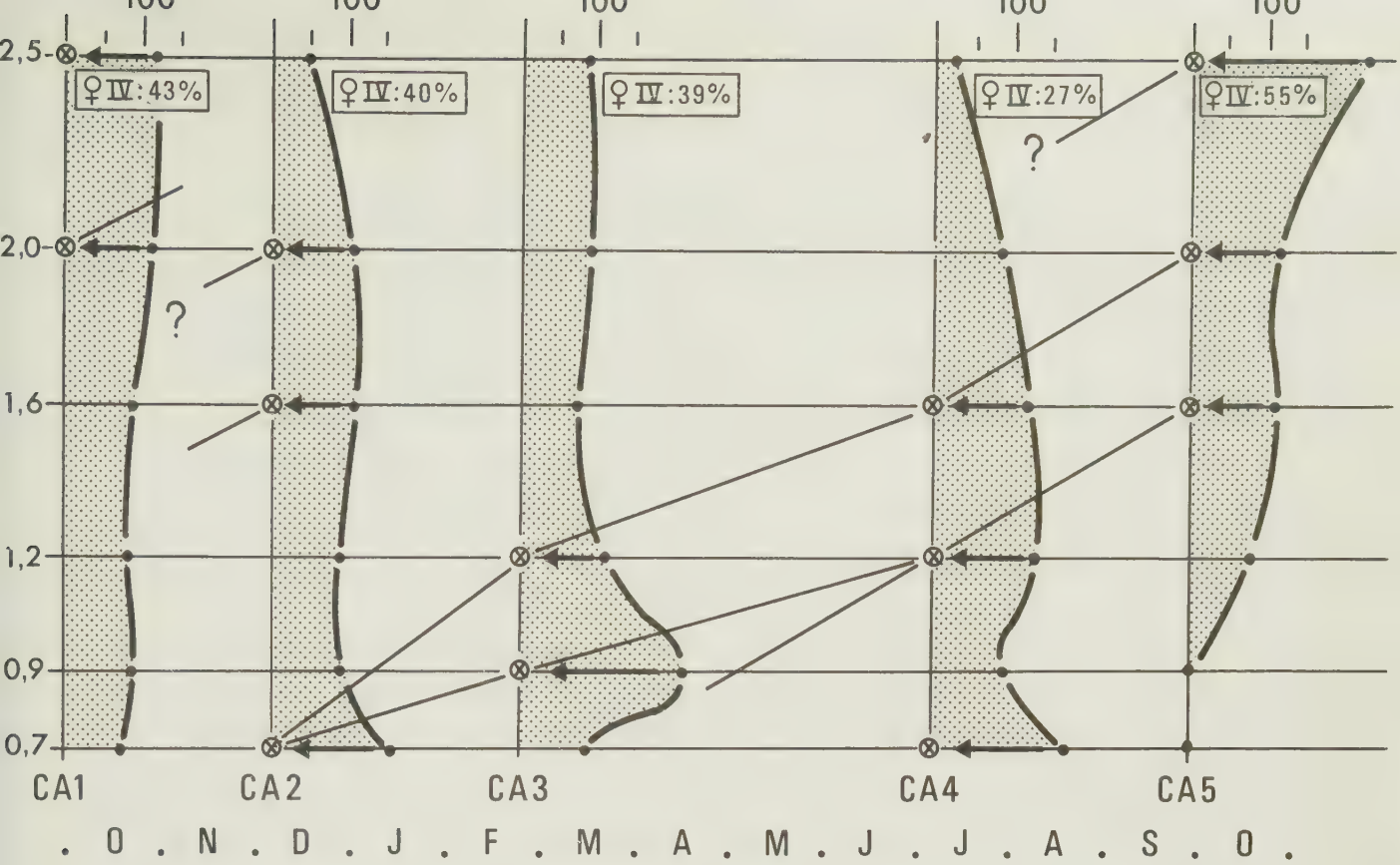


Fig. 64 _ Cycle de T. aequalis

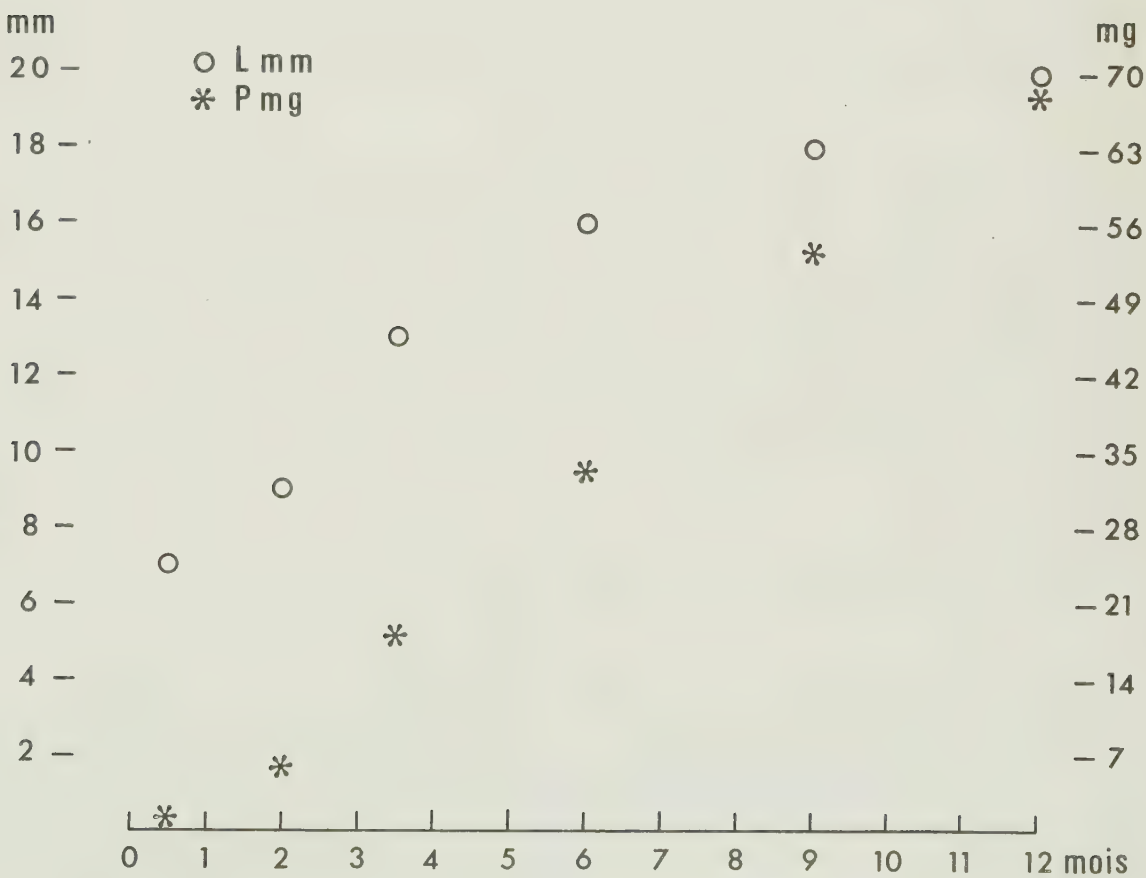


Fig. 65 _ Croissance de T. aequalis

- début décembre 1968, la situation décrite se rattache difficilement à celle de la précédente croisière, sauf par la présence de jeunes(0,7) issus de la ponte d'octobre-novembre : le maximum des tailles 1,6-2,0 n'était pas prévisible en octobre. Les reproducteurs apparaissent peu nombreux, toutefois le pourcentage d'individus mûrs y demeure très élevé (40 % de stade IV) suggérant que la ponte est encore active.
- en février 1969, le stock d'adultes reste toujours important, 39 % des femelles sont mûres : il n'y a aucun signe de ralentissement de l'activité de ponte. On remarque par ailleurs un maximum dans les tailles 0,9-1,2, provenant vraisemblablement des 0,7 de décembre.
- début juillet 1969 au contraire, on constate un faible pourcentage d'adultes et, de plus, peu d'entre eux sont mûrs : ces indices permettent de penser que la ponte est nettement moins intense qu'aux périodes précédentes. Toutefois, ce ralentissement est sans doute très récent, puisqu'on observe la présence d'organismes très jeunes (0,7) : on peut penser que la ponte s'est activement poursuivie jusqu'en mai-juin. Les classes modales correspondant aux tailles moyennes (1,2-1,6) sont issues de la très longue période de ponte qui vient de s'achever, et représentent par conséquent le mélange de plusieurs générations : alors que les plus gros des individus proviennent des pontes de la fin de 1968, les plus jeunes résultent de celles de mars-avril 1969.
- fin septembre 1969, un maximum d'adultes mûrs (55 % de stade IV) annonce que la ponte a repris de façon très active ou doit se produire prochainement. L'évolution du vaste groupe composite de juillet (tailles 1,2-1,6) a conduit à une situation confuse, légèrement bimodale. L'absence des petites tailles (0,9-1,2), qui devraient traduire la croissance des 0,7 de juillet, peut s'expliquer par le manque d'extension géographique de la croisière "Caride" V.

5.3.3. Conclusion sur le cycle de T. aequalis et estimation de de la croissance

On a donc ici une situation bien moins claire que pour les espèces précédentes, fait probablement lié à l'existence d'une ponte pratiquement continue. En effet, on ne peut noter un ralentissement de la reproduction qu'en juillet-août, de sorte que la ponte paraît être active pendant près de 10 mois par an.
En supposant que l'espèce ne présente pas un cycle trop bref (5 à 6 mois),

que l'espacement des croisières ne permettrait pas de déceler, la situation la plus probable, schématisée sur la figure 64, conduit à attribuer à T. aequalis une longévité de 10 à 12 mois. La ponte aurait lieu vers 9-10 mois et ne serait suivie que de quelques semaines de survie. La croissance en longueur apparaîtrait légèrement asymptotique (fig. 65), et atteindrait une moyenne de 1,2mm par mois. Le tableau 50 indique les équivalences approximatives groupe de tailles/âge/longueur/poids.

TABLEAU 50. Croissance de T. aequalis

Groupes de tailles	âge (mois)	Longueur (mm)	poids (mg)
0,7	0,5	7	1
0,9	2	9	6
1,2	3,5	13	18
1,6	6	16	34
2,0	9	18	53
2,5	12	20	70

5.4. Nematoscelis tenella

5.4.1. Notes préliminaires

Les 109 stations sélectionnées pour cette étude permettent de disposer de 1 806 individus, dont 930 des groupes de tailles 1,6 à 2,5 pour lesquels ont été notés le sexe et le stade ovarien. Comme les autres espèces du genre, N. tenella porte ses oeufs pendant un certain temps après leur ponte, sans doute jusqu'à l'éclosion des nauplii. Cette caractéristique permet évidemment de repérer sans aucun risque d'erreur les périodes de ponte, contrairement aux autres espèces pour lesquelles l'appellation "stade IV" demeure en partie subjective; or, on constate (tableau 52) que le pourcentage de femelles portant des oeufs, est à peu près constant tout au long de l'année : on peut donc affirmer que la ponte a lieu de façon presque continue pour cette espèce. Par ailleurs, les chocs subis par les individus au cours de la récolte font que la plupart des oeufs retenus par les femelles sont perdus au cours du trait : il en reste rarement plus d'une dizaine entre les pattes de l'animal, de sorte que ce comportement n'aide finalement

en rien pour la connaissance de la fécondité de l'espèce.
Les femelles portant des oeufs ont toujours un ovaire très peu développé, correspondant aux stades I-II décrits précédemment : c'est la preuve que l'ovaire retrouve bien ce type de structure après la ponte. Les stades ovariens répondent sensiblement à la description type.
Les tableaux 51 et 52 représentent respectivement les distributions saisonnières des groupes de tailles et des stades ovariens. On remarque les valeurstrès basses du Sex Ratio, le nombre de mâles apparaissant, pour les tailles étudiées, 4 à 5 fois plus faible que celui des femelles.

5.4.2. Recherche du cycle

La figure 66, établie d'après les données du tableau 51, ne traduit pas une situation très claire, ce qui était prévisible en raison de la quasi-permanence de l'activité de ponte (pourcentage à peu près constant de femelles portant des oeufs). Il en résulte une image assez confuse; en particulier on ne voit pas bien de quels reproducteurs proviennent les jeunes (0,9-1,2) de décembre 1968, ni ceux (0,7-0,9) de février 1969. Par contre, une filiation des classes modales s'avère cohérente : les 0,9-1,2 de décembre 1968 ne peuvent qu'avoir évolué en 1,6 en février (les classes 1,2 et 2,0 y sont minimales), puis en 2,0-2,5 en juillet (toujours en excluant la possibilité d'une croissance trop rapide pour avoir été détectée compte tenu de la fréquence des observations). En partant de l'évolution de cette génération, on peut évaluer la croissance de l'espèce.

5.4.3. Conclusions sur le cycle de N. tenella et estimation de la croissance.

En considérant la génération issue d'une ponte en octobre 1968, on peut attribuer à N. tenella une longévité de 1 an environ. Comme pour les autres espèces, il semble probable que chaque femelle ne pond qu'une seule fois, et meurt peu après. Le tableau 53 indique les correspondances groupes de tailles/âge/longueur/poids, à partir desquelles on peut tracer la courbe de croissance (fig. 67) qui apparaît, en longueur, de type asymptotique. Sur l'ensemble du cycle, l'accroissement mensuel moyen s'élève à 1,6mm.

TABLEAU 51. Effectifs, pourcentages et représentativités moyennes (% $\bar{m}$ %) des classes d'âge (tailles) de N. tenella dans le Pacifique équatorial central.

Croisières	Tailles	2,5	2,0	1,6	1,2	0,9	0,7	Total
CA. I (Oct.)	Nb.	25	105	208	296	125	8	767
	%	3,3%	13,7%	27,1%	38,6%	16,3%	1,0%	-
	% $\bar{m}$ %	66	70	84	125	144	100	-
CA. II (Déc.)	Nb.	11	44	66	77	30	2	230
	%	4,8%	19,1%	28,7%	33,5%	13,0%	0,9%	-
	% $\bar{m}$ %	96	98	89	108	115	90	-
CA. III (Fév.)	Nb.	17	40	86	64	35	5	247
	%	6,9%	16,2%	34,8%	25,9%	14,2%	2,0%	-
	% $\bar{m}$ %	138	83	107	84	126	200	-
CA. IV (Juill.)	Nb.	25	101	136	160	45	6	473
	%	5,3%	21,4%	28,8%	33,8%	9,5%	1,3%	-
	% $\bar{m}$ %	106	110	89	109	84	130	-
CA. V (Sept.)	Nb.	4	24	38	20	3	0	89
	%	4,5%	27,0%	42,7%	22,5%	3,4%	0	-
	% $\bar{m}$ %	90	138	132	73	30	0	-
Total	Nb.	82	314	534	617	238	21	1 806
	% $\bar{m}$	5,0%	19,5%	32,4%	30,9%	11,3%	1,0%	

TABLEAU 52. N. tenella : Sex Ratio et stades ovariens (groupes de tailles 1,6 à 2,5).

Croisières	♀ II	♀ III	♀ IV	Oeufs extérieurs	Sex Ratio
CA. I (Oct.)	55 %	22 %	6 %	17 %	0,19
CA. II(Déc.)	58 %	25 %	0	17 %	0,19
CA. III(Fév)	64 %	20 %	4 %	12 %	0,25
CA. IV(Juill)	54 %	18 %	4 %	24 %	0,18
CA. V (Sept)	44 %	12 %	17 %	27 %	0,20

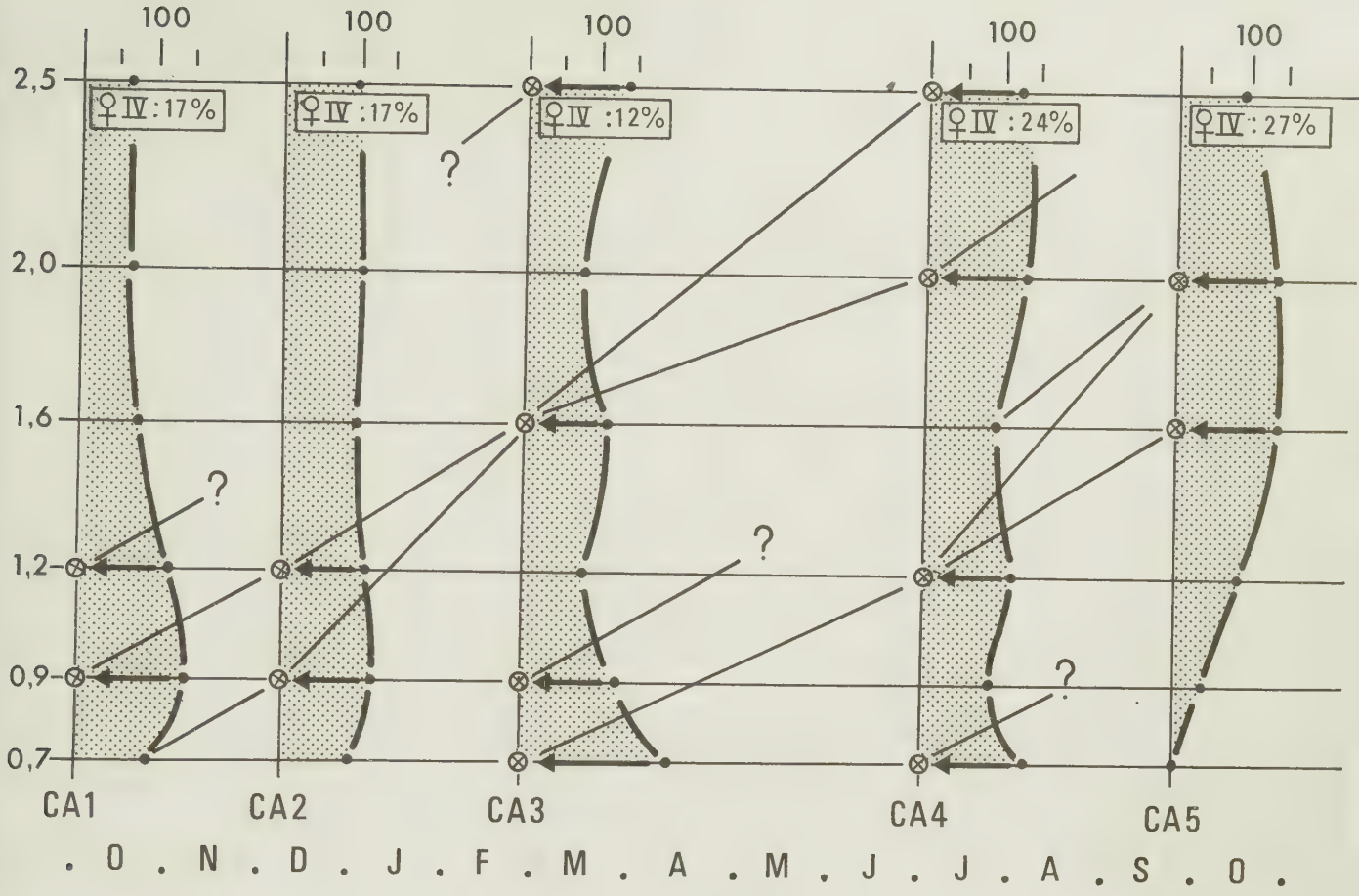


Fig. 66_ Cycle de N. tenella

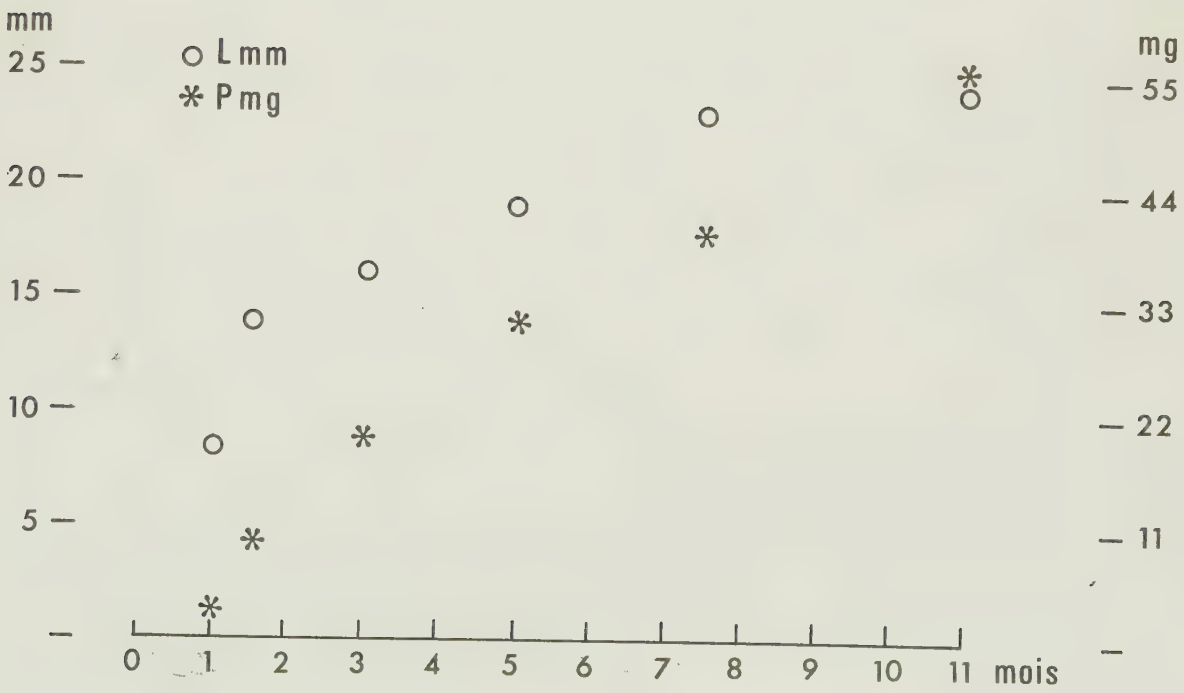


Fig. 67_ Croissance de N. tenella

TABLEAU 53. Croissance de N. tenella

Groupes de tailles	âge (mois)	Longueur (mm)	poids (mg)
0,7	1	8	3
0,9	1,5	14	9
1,2	3	16	20
1,6	5	19	31
2,0	7,5	23	40
2,5	11	24	55

5.5. Euphausia diomedae

5.5.1. Notes préliminaires

En raison de l'abondance exceptionnelle de cette espèce dans la région étudiée, nous disposons de 42 740 spécimens pour les cinq croisières, dont 7 595 appartenant aux tailles 1,6 et 2,0 sur lesquels ont été notés (sur sous-échantillons) les sexes et stades ovariens. Ces effectifs considérables sont garants d'une bonne fiabilité.

Les stades ovariens ne suivent que d'assez loin la description type faite précédemment. En particulier, la structure et la transparence des oeufs ne paraissent pas liées de façon rigoureuse à leur degré de développement. Dans ces conditions, on devra souvent se contenter d'apprécier la maturité d'un individu d'après le volume occupé par l'ovaire; toutefois, on identifie facilement les plus mûrs d'entre eux, ici considérés comme stade IV, en raison du gonflement de toute la région thoracique provoqué par la taille considérable atteinte par l'ovaire.

La distribution saisonnière des groupes de tailles, stades ovariens et Sex Ratio apparaît dans les tableaux 54 et 55. On note que le nombre de mâles capturés est extrêmement faible, et ceci tout au long de l'année. Comme suggéré précédemment, ce fait est en partie dû à ce que seules les femelles atteignent les tailles retenues ici pour l'étude des caractères sexuels de l'espèce.

TABLEAU 54. Effectifs, pourcentages et représentativités relatives (% $\bar{m}$ %) des classes d'âge (tailles) de E. diomedae dans le Pacifique équatorial central

Croisières	Tailles	2,0	1,6	1,2	0,9	0,7	Total
CA. I (Oct.)	Nb.	263	2 231	5 492	5 385	959	14 330
	%	1,8%	15,6%	38,3%	37, 6%	6,7%	-
	% $\bar{m}$ %	82	91	106	101	93	-
CA. II (Déc.)	Nb.	369	1 335	3 173	3 211	721	8 809
	%	4,2%	15,2%	36,0%	36,5%	8,2%	-
	% $\bar{m}$ %	191	89	99	98	114	-
CA. III (Fév.)	Nb.	49	743	2 854	4 608	705	8 959
	%	0,6%	8,3%	31,9%	51,4%	7,9%	-
	% $\bar{m}$ %	27	49	88	138	110	-
CA. IV (Juill.)	Nb.	137	1 546	3 095	2 017	605	7 400
	%	1,9%	20,9%	41,8%	27,3%	8,2%	-
	% $\bar{m}$ %	86	122	115	73	114	-
CA. V (Sept.)	Nb.	88	834	1 062	1 097	161	3 242
	%	2,7%	25,7%	32,8%	33,8%	5,0%	-
	% $\bar{m}$ %	123	150	91	91	69	-
Total	Nb.	906	6 689	15 676	16 318	3 151	42 740
	% $\bar{m}$	2,2%	17,1%	36,2%	37,3%	7,2%	-

TABLEAU 55. E. diomedae : Sex Ratio et stades ovariens (groupes de tailles 1,6 et 2,0)

Croisières	♀ II	♀ III	♀ IV	Sex Ratio
CA. I (Oct.)	42 %	57 %	1 %	0,02
CA. II (Déc.)	42 %	48 %	11 %	0
CA. III(Fév.)	37 %	55 %	8 %	0,01
CA. IV (Juill.)	45 %	51 %	4 %	0,01
CA. V (Sept.)	75 %	25 %	-	0,02

5.5.2. Recherche du cycle

La figure 68 est établie à partir des données des tableaux 54 et 55. On remarque :

- d'une part, la constance du pourcentage de femelles mûres ou en fin de maturation, sauf en septembre 1969; mais à cette date, l'arrivée prochaine d'une génération abondante dans la gamme des tailles correspondant aux reproducteurs, laisse présager une reprise prochaine de la ponte.
- d'autre part, qu'une filiation modale semble devoir s'établir assez naturellement selon la série : 0,7 de décembre $\longrightarrow$ 0,9 de février $\longrightarrow$ 1,2/1,6 de juillet $\longrightarrow$ 1,6/2,0 de septembre.

En dehors de ces faits, on note deux caractéristiques déjà remarquées pour certaines des espèces précédentes :

- un hiatus entre "Caride" I et "Caride" II.
- la rareté des petites tailles à "Caride" V, réalisée au point fixe.

5.5.3. Conclusions sur le cycle de E. diomedae et estimation de la croissance

On relève donc chez cette espèce une permanence presque absolue de la reproduction, avec cependant un fléchissement possible en août-septembre. En considérant la génération principale, observée de décembre 1968 à septembre 1969, E. diomedae paraît avoir une longévité de l'ordre de 12 mois, la ponte se produisant entre 10 et 12 mois. Le tableau 56 donne les correspondances groupes de tailles/âge/longueur/poids, à partir desquelles on peut estimer la croissance de l'espèce (fig. 69). L'allongement individuel moyen n'excéderait pas 1mm/mois.

5.6. Nematobrachion boopis et Bentheuphausia amblyops

En dépit des effectifs très faibles (318 et 347 individus respectivement, pour les 109 stations) disponibles pour ces deux espèces, il est intéressant de rechercher si certaines caractéristiques de leur biologie sont néanmoins apparentes. En effet, à l'exception des espèces bathypélagiques géantes très rarement collectées, elles occupent un habitat beaucoup plus profond que celles étudiées jusqu'ici; on a montré, au cours du chapitre IV, que la plupart de leurs représentants ne montaient qu'exceptionnellement au-dessus de 300m, même la nuit, de sorte que leur biotope, où règnent des températures toujours inférieures à 12-13°, diffère considérablement de

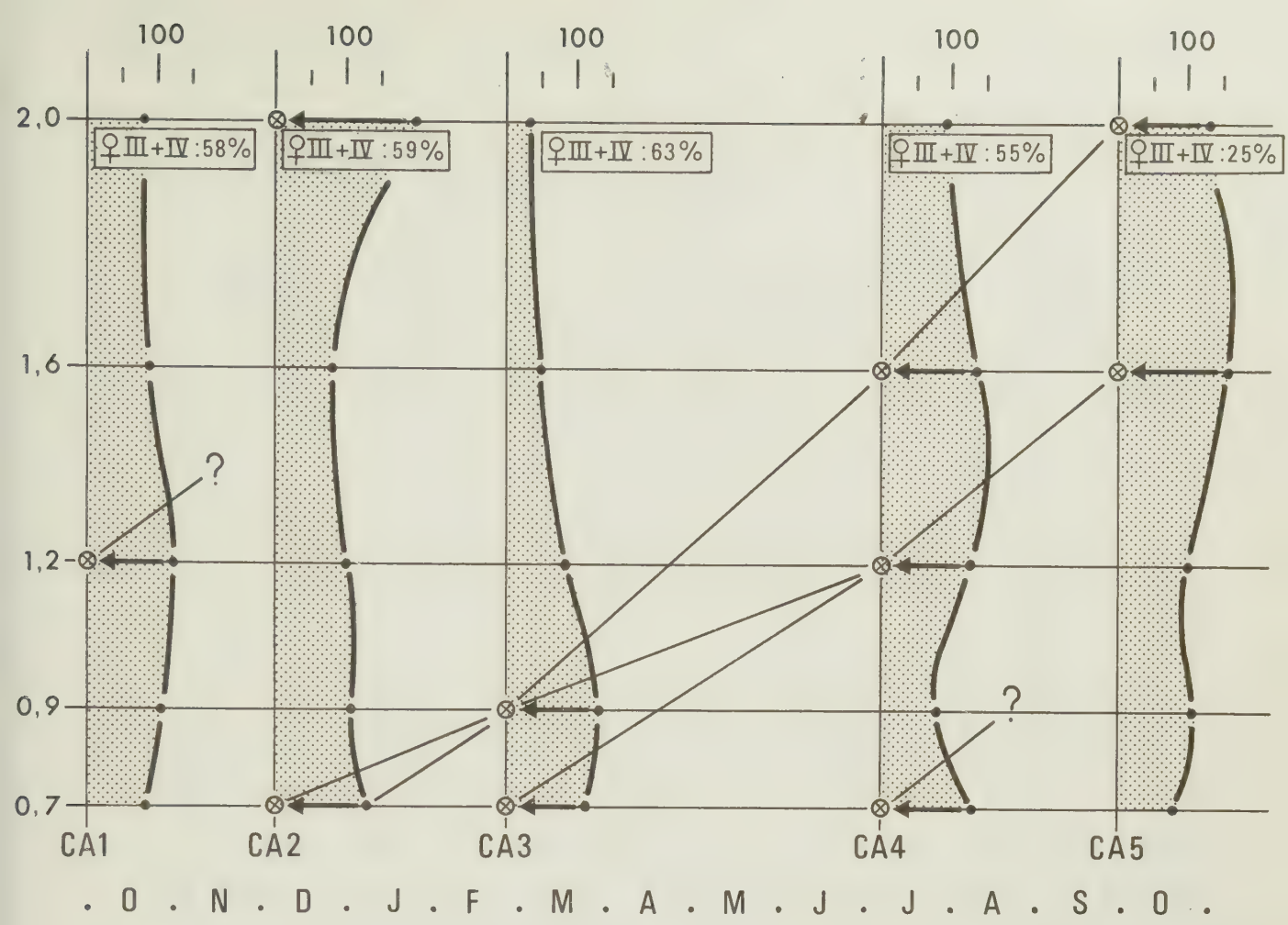


Fig. 68 _ Cycle de E. diomedae

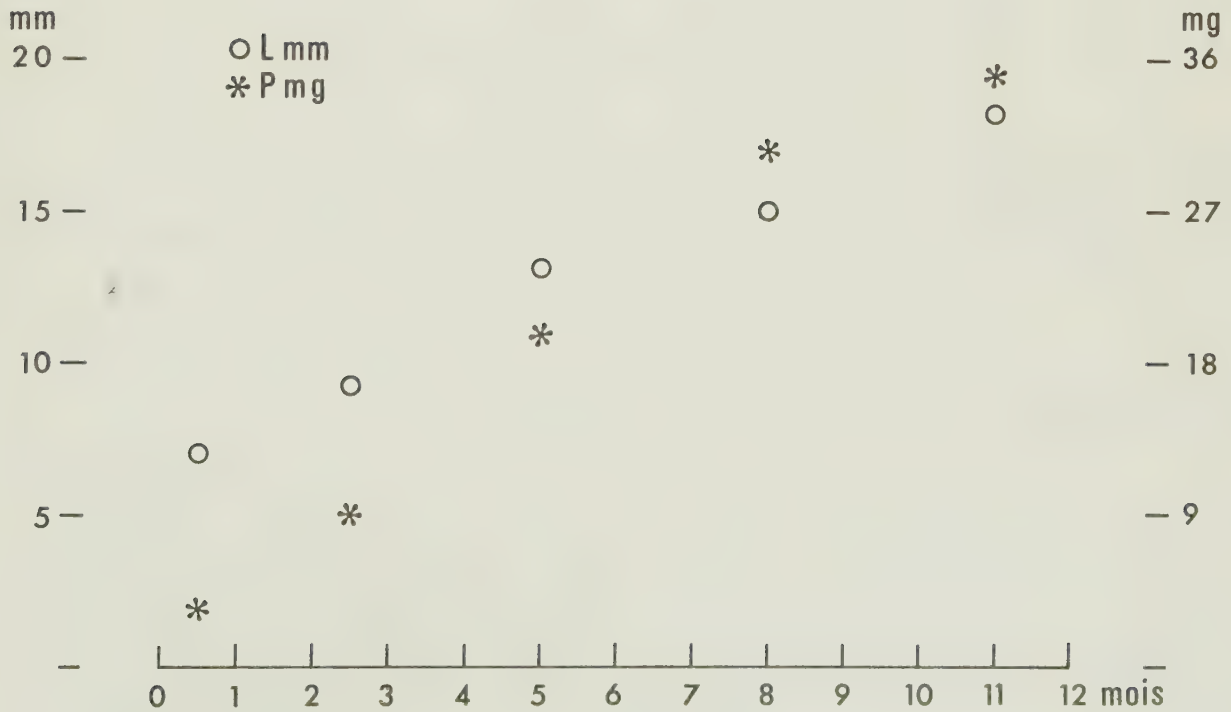


Fig. 69 _ Croissance de E. diomedae

TABLEAU 56. Croissance de E. diomedae

Groupes de tailles	Age (mois)	Longueur (mm)	Poids (mg)
0,7	0,5	7	3
0,9	2,5	9	9
1,2	5	13	19
1,6	8	15	29
2,0	11	18	35

celui de la majorité des autres espèces, qui gagnent de nuit les couches subsuperficielles (températures supérieures à 25°).

On peut tout d'abord rappeler que la fécondité de ces espèces profondes est très basse (cf. tableau 38), puisque l'ovaire mûr de B. amblyops ne contient en moyenne que 3,5 oeufs, tandis que celui de N. boopis en renferme 9. Chez les deux espèces, le stade IV est facilement identifiable; N. boopis présente une structure ovarienne conforme au type décrit pour T. pectinata, quant à B. amblyops le cytoplasme granuleux des oeufs se colore en jaune vif en fin de maturation (le noyau reste blanc) alors que les oeufs aux stades II et III sont blancs et opaques. Chez cette dernière espèce, on doit également noter un arrangement très particulier des oeufs dans l'ovaire, en deux files parallèles, les plus mûrs au milieu.
Les figures 70 et 71 représentent respectivement la répartition saisonnière des tailles chez N. boopis et chez B. amblyops, ainsi que les pourcentages de femelles mûres, qui apparaissent très constants dans les deux cas; on peut donc penser que l'intensité de la reproduction ne varie pratiquement pas au cours de l'année.

Pour autant que les effectifs disponibles permettent de considérer comme fiables les figures obtenues, la situation des deux espèces se présente de la façon suivante :
- chez N. boopis, on ne constate pas de différences fondamentales avec les cycles déjà décrits. En effet (cf. fig. 70), la filiation modale la plus probable amène le groupe de tailles 1,2 de décembre 1968 à la taille 2,5 en juillet 1969, ce qui correspond à une croissance moyenne de 1,4mm/mois sur 7 mois. Compte tenu du fait que cette espèce passe, au cours de son existence,

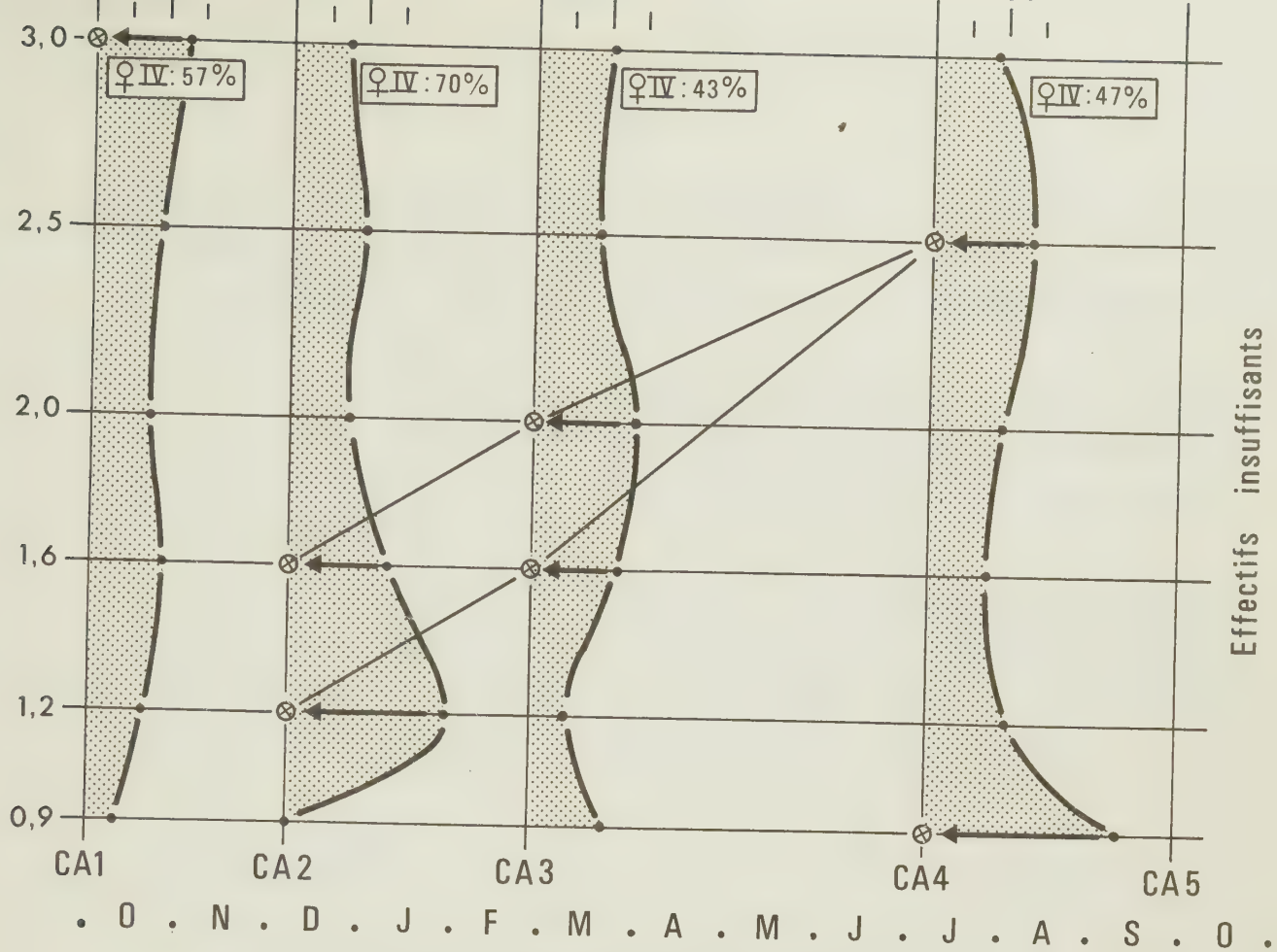


Fig. 70 _ Cycle de N. boopis

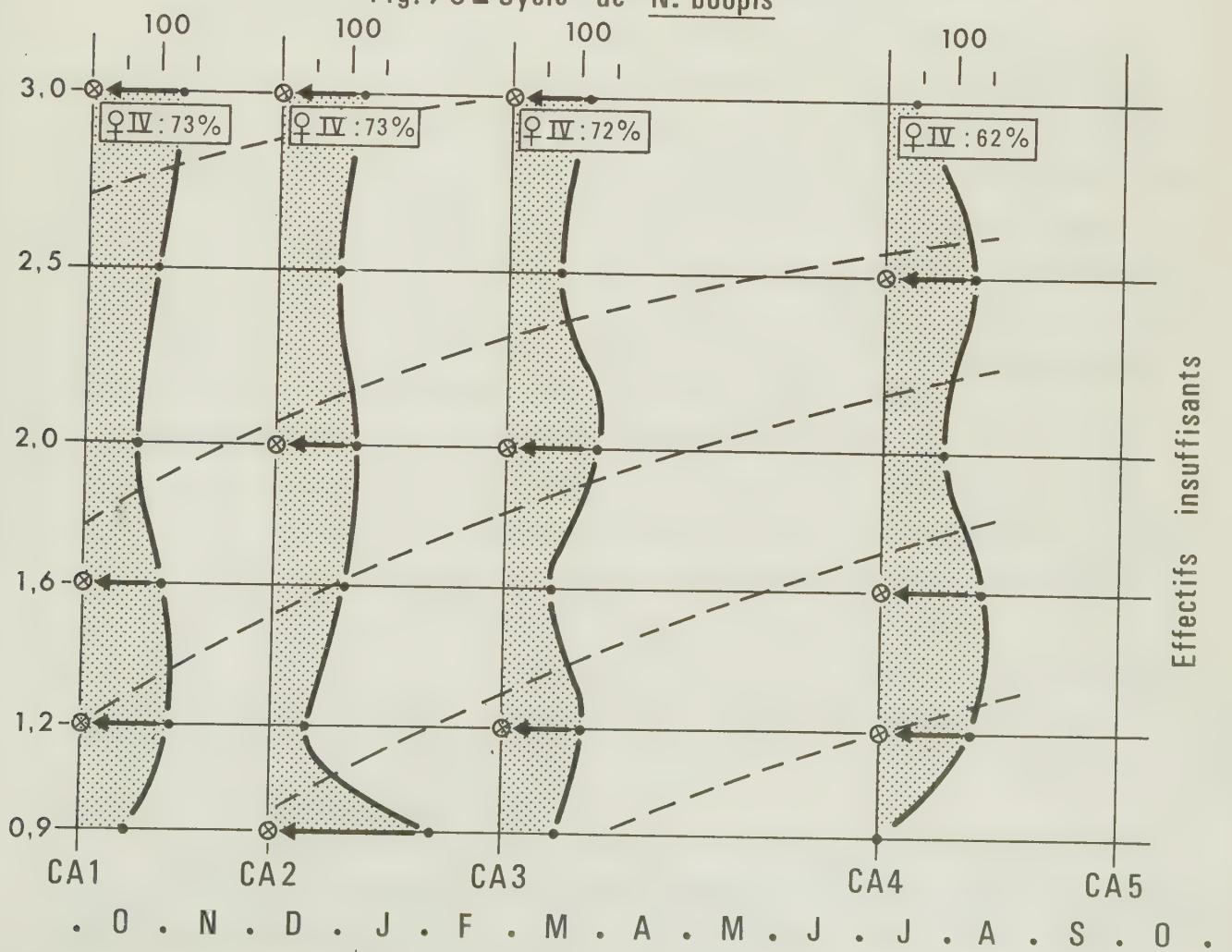


Fig. 71 _ Cycle de B. amblyops

de 9mm à 30mm de long, une telle vitesse moyenne de croissance correspondrait à une longévité de l'ordre de 15 mois.

- chez B. amblyops au contraire, il n'existe que deux façons de relier entre elles les classes modales (cf. fig. 71) :

- ou bien en supposant un cycle très rapide, avec une vitesse de croissance de près de 2mm/mois et une longévité de 8 mois; cette hypothèse paraît peu plausible dans le cas d'une espèce vivant en permanence dans un environnement relativement froid

- ou bien on aboutit au contraire à une croissance très lente qui répartirait l'accroissement de 25mm environ que subit l'animal au cours de son existence sur une durée de vie de 2 ans; compte tenu du biotope de l'espèce, cette seconde interprétation semble la plus vraisemblable.

6. CONCLUSIONS

6.1. Estimation de la fiabilité des observations

Pour les raisons exposées au début de ce chapitre, la recherche des cycles vitaux de populations pélagiques demeure très délicate, et d'importantes incertitudes subsistent toujours. Même pour des espèces relativement très connues, dans des milieux froids à alternances saisonnières très tranchées, des erreurs peuvent être faites : IVANOV (1970) remet en question le cycle de E. superba dans l'Antarctique, espèce sur laquelle cependant une dizaine d'études approfondies ont été réalisées depuis près d'un demi siècle; les recherches très récentes de SMILES et PEARCY (1971) sur E. pacifica contredisent celles de LASKER (1966) et PONOMAREVA (1963).

Dans le cas des populations tropicales ou équatoriales, nous avons montré que la situation était encore infiniment moins favorable, tant du fait des difficultés supplémentaires introduites par la constance du milieu, que de celui de l'absence de recherches préalables permettant d'augmenter la crédibilité des observations dans le cas où elles concordent.

Pour toutes ces raisons, nous insistons sur le fait que les hypothèses proposées dans ce chapitre ne doivent être prises que comme une première tentative d'interprétation. Ceci étant, quelle fiabilité peut-on leur accorder ? On admet au départ deux postulats :

1. - Les classes modales observées sont réelles, et non produites par des fluctuations erratiques de l'échantillonnage. A ce propos, on peut remarquer que les modes correspondent, pour une croisière donnée, à des tailles

différentes pour les diverses espèces; on peut donc penser qu'il n'y a pas de différences systématiques, dues à la méthodologie, d'une croisière à l'autre, sauf pour "Caride" V, réalisée au point fixe, qui se signale par l'absence constante des petites tailles.

2. - Une même population a été échantillonnée tout au long de la série de prélèvements (hypothèse plausible dans le cas des courants équatoriaux qui forment une entité très stable, orientée est-ouest).

Dans ces conditions, les modes mis en évidence découlent les uns des autres et peuvent donc être reliés entre eux. L'examen des données pour les différentes espèces montre que, dans presque tous les cas, il est impossible d'envisager un cycle plus lent que celui proposé. Par contre, on constate que la fréquence insuffisante de nos observations n'aurait pas permis de déceler des cycles deux fois plus rapides. On peut donc dire que les cycles décrits, tous de l'ordre de 1 an, (sauf pour B. amblyops) ne peuvent certainement pas être plus longs; mais il n'est pas impossible qu'ils soient en réalité deux fois plus rapides et se déroulent sur 6 mois environ. Dans ce dernier cas, seules des campagnes plus fréquentes permettront de les révéler.

Nous terminerons par deux remarques :
- tout d'abord, on note qu'à plusieurs reprises des hiatus sont apparus pour certaines espèces entre deux croisières successives, les modes de l'une ne pouvant logiquement pas provenir de l'évolution de ceux de la précédente. Ce fait laisse penser que, au moins dans certains cas, les postulats posés au départ ne sont pas respectés
- d'autre part, le manque de précision des techniques employées (groupes de tailles), ne permet pas de déterminer les caractéristiques détaillées des courbes de croissance, du fait de l'incertitude quant à la position exacte des modes. Il nous est même en général impossible de dire si la croissance est linéaire ou légèrement asymptotique.

6.2. Synthèse des observations

Notre but était d'essayer de définir les grandes lignes des cycles : longévité, vitesse moyenne de croissance, fécondité, éventuellement périodes de ponte; rappelons que tous ces paramètres étaient inconnus pour les Euphausiacés équatoriaux, pour lesquels aucune recherche n'avait permis jusqu'ici de savoir si leur existence se déroulait sur quelques mois ou sur plusieurs années, incertitudes impliquant l'impossibilité d'établir pour ces populations

quelque bilan énergétique que ce soit. Nous ne prétendons nullement apporter une réponse certaine ni complète, mais seulement des indices de probabilité.

Quoiqu'il en soit, et en rappelant une fois encore que l'existence de cycles deux fois plus rapides ne peut être définitivement rejetée, les principales caractéristiques de la reproduction et de la croissance des espèces étudiées sont reportées dans le tableau 57. Les femelles semblent toutes ne participer qu'à une seule période de ponte, sauf peut-être chez B. amblyops; la durée de vie, hormis pour cette dernière espèce, paraît proche de 1 an, c'est-à-dire bien plus brève que celle des espèces tempérées ou froides qui atteint 2 à 4 ans (ZELICKMAN 1960, RUUD 1932, PONOMAREVA 1963, MAUCHLINE 1960 etc...). Encore la plupart des espèces que nous avons étudiées sont-elles de grande taille et appartiennent-elles au milieu mésopélagique. Les espèces épipélagiques de plus petite taille (E. tenera, S. carinatum, S. affine etc...) soumises en permanence à des températures très élevées (20-25°) pourraient fort bien avoir des cycles encore plus brefs, de l'ordre de 4 à 6 mois.

TABLEAU 57. Principales caractéristiques des cycles

Espèces	Longévité (mois)	Croissance moyenne (mm/mois)	Saisons de ponte maximale
T. tricuspidata	12-14	2,0	octobre-décembre mars - avril
T. monacantha	13-15	2,0	septembre-octobre janvier - mars
T. aequalis	10-12	1,2	permanente (peut - être ralentie en juillet - août)
N. tenella	11-13	1,6	permanente
E. diomedae	11-13	1,0	permanente (peut - être ralentie en août - septembre)
N. boopis	15	1,4	permanente
B. amblyops	24	1,0	permanente

La ponte a lieu incontestablement en toutes saisons. Toutefois, pour certaines espèces, des maxima sont décelables (T. tricuspidata, T. monacantha); dans ce cas, les périodes où la ponte est la plus intense paraissent coïncider avec la fin des saisons de production primaire maximale, telles que définies par OWEN et ZEITZSCHEL (1970).

La fécondité se révèle très inférieure à celle des espèces des zones froides ou tempérées (cf. tableau 38). Ce fait se trouve évidemment compensé par la plus grande précocité de la maturité sexuelle, atteinte vers 8-12 mois.

La croissance s'avère à peu près linéaire, peut-être plus rapide pour les jeunes, bien que dans certains cas elle semble tendre vers une forme légèrement asymptotique. La plupart des auteurs admettent de telles caractéristiques (ZELICKMAN 1960, RUUD 1932, PONOMAREVA 1963, LASKER 1966, MAUCHLINE 1960, BARGMANN 1945), mais en milieu froid ou tempéré, la croissance est ralentie en hiver, de sorte que la courbe affecte une forme en marches d'escalier; en milieu tropical ou équatorial, de telles fluctuations étant à peu près inexistantes, seule demeure l'allure générale, sensiblement rectiligne. Les valeurs moyennes de la croissance mensuelle (cf. tableau 57) apparaissent dans l'ensemble légèrement supérieures à celles relevées pour les espèces tempérées ou froides, dont quelques estimations sont rappelées dans le tableau 58.

Enfin, il faut souligner que les données proposées ici concernent le Pacifique équatorial central, et il n'est pas exclu que les mêmes espèces présentent des caractéristiques différentes dans d'autres régions : de nombreux auteurs ont souligné l'influence des facteurs du milieu sur les vitesses de croissance, longévité, fécondité et tailles maximales atteintes (LASKER 1960 et 1966, McLAREN 1963 et 1965, ALLEN 1966, MARGALEF 1967a, HEINLE 1969, REGNAULT 1969); SMILES et PEARCY (1971) ont suggéré récemment que E. pacifica, bénéficiant de ressources plus abondantes au large de l'Oregon, y croîtrait deux fois plus vite que dans les eaux Californiennes. Il est, de même, plausible d'imaginer que des recherches ultérieures pourraient révéler des disparités sensibles dans la biologie d'une espèce entre les populations de l'est et de l'ouest du Pacifique équatorial.

—

TABLEAU 58. Croissance moyenne de quelques espèces des régions froides ou tempérées.

Autorité	Espèces	Localité	Croiss. $\bar{m}$ (mm/mois)
ZELICKMAN 1960	T. raschii, T. inermis	Barentz	0,7
PONOMAREVA 1963	T. longipes E. pacifica	Barentz Pac. N.	1,25 0,83
MAUCHLINE et FISHER 1969	T. acutifrons	Atl. N.	1,46
MAUCHLINE 1960	M. norvegica (adultes)	M. du Nord	1,0
BARGMANN 1945	E. superba	AA	1,88
LASKER 1966	E. pacifica (jeunes) " (adultes)	Courant Calif.	1,5 0,5
BRINTON 1969	M. difficilis E. pacifica	Courant Calif.	2,5
SMILES et PEARCY 1971	E. pacifica	Oregon	2,0

VII. SITUATION TROPHIQUE

Les relations trophiques constituent le facteur essentiel de l'équilibre biologique, l'abondance d'une population quelconque en un lieu donné étant la résultante du couple nutrition-prédation qui la caractérise (quantité de nourriture disponible/prédation supportée). L'écologie ne fait que définir, pour chaque espèce, le cadre dans lequel se réalise cet équilibre.

La connaissance approfondie des rapports trophiques établis entre les différents éléments qui occupent un biotope donné, permettrait seule une compréhension réelle de la biologie pélagique.

A ce titre, toute recherche dans ce domaine, fut-elle partielle et imprécise en raison des énormes difficultés qu'elle implique, contribue plus que toute autre à faire saisir les causes essentielles des situations observées.

Nous tenterons de préciser successivement :

- le niveau trophique des différentes espèces et les conditions dans lesquelles s'effectue leur nutrition (ch. VII A).
- la quantité de nourriture représentée par les Euphausiacés, et la forme sous laquelle cette ressource est disponible (ch. VII B (I))
- leurs principaux prédateurs en milieu tropical et équatorial et le rôle qu'ils assument dans l'économie de ces régions (ch. VII B (II)).

A. NUTRITION

1. Les données acquises

Comme pour beaucoup d'autres groupes d'invertébrés, la recherche de la nourriture des Euphausiacés s'avère très ardue. En effet, on doit obligatoirement passer par l'examen du contenu stomacal, dont la plus grande partie apparaît constituée d'une masse informe sans structures identifiables : les débris reconnaissables n'y figurent que pour une fraction infime de l'ensemble. De plus, ces débris ne représentent pas forcément les groupes quantitativement les plus importants dans la nourriture de l'espèce, mais seulement les organismes les plus résistants, que l'on tend ainsi à surestimer (EDMONSON 1957); il est bien certain, par exemple, qu'on pourra trouver pendant plusieurs heures dans l'estomac la trace de la consommation de quelques diatomées (restes de frustules), alors que l'ingestion d'une grande quantité de flagellés nus ne pourra être détectée. De même, il semble que les copépodes soient "sucés" par les pièces buccales des Euphausiacés, qui rejettent ensuite la carapace vidée (MAUCHLINE et FISHER 1969); dans ces conditions, on n'en trouvera évidemment que peu de traces à l'examen du contenu stomacal.

La conséquence de ces faits est que la littérature actuelle ne fournit jamais que des données qualitatives sur la nourriture des Euphausiacés, sous forme de listes "présence-absence" de tels organismes dans les contenus stomacaux de telle espèce.

MAUCHLINE et FISHER (1969) considèrent que le phytoplancton ne constitue jamais la nourriture principale, sauf pour E. superba dans l'Antarctique. Les proies animales les plus fréquemment citées sont les Tintinnides, Radiolaires, Foraminifères, Globigérines, Chaetognathes et Copépodes. (FISHER et GOLDIE 1959, LEBOUR 1924, McDONALD 1927, MAUCHLINE 1960 et 1967, NEMOTO 1967, PONOMAREVA 1963, PONOMAREVA, NAUMOV et ZERNOVA 1962, TCHINDONOVA 1959, WEIGMANN 1970). Le rôle des détritus est souligné dans l'alimentation de plusieurs espèces, tandis que le cannibalisme est considéré comme fréquent en cas de disette (FISHER et GOLDIE 1959).

Très schématiquement, on admet en général avec MAUCHLINE (1967) que les Euphausiacés primitifs (yeux simples, pattes non allongées, migrateurs, ne portant pas leurs oeufs : Euphausia, Thysanopoda, Bentheuphausia) se nourrissent à la fois par filtration et par prédation; les Euphausiacés évolués au contraire (yeux doubles, une ou deux paires de pattes allongées, non migrateurs, portant leurs oeufs : Nematoscelis, Nematobrachion, Stylocheiron)

sont prédateurs et détritivores, leurs possibilités de filtration étant très réduites.

Les Euphausiacés tropicaux sont considérés comme plus carnivores en général que les espèces tempérées (MARSHALL 1954, PONOMAREVA 1963), mais, en fait, la pauvreté du milieu favorise les euryphages (PONOMAREVA, NAUMOV et ZERNOVA 1962, TIMONIN 1969) : on trouvera donc, en milieu chaud, moins de différences trophiques d'une espèce à l'autre, et malgré une dominance fréquente de la nourriture animale, presque tous les estomacs contiennent au moins des traces de pigments phytoplanctoniques, soit chlorophylle a chez les espèces de surface, soit pigments dégradés chez les espèces profondes (NEMOTO 1968, NEMOTO et SAIJO 1968); seules les carnivores stricts (Nematobrachion boopis par exemple) en sont presque totalement dépourvus.

Quoi qu'il en soit, nos connaissances dans ce domaine demeurent très fragmentaires, pour ne pas dire nulles sur le plan quantitatif. Or, il nous a paru extrêmement important de préciser le niveau trophique des espèces; aussi, plutôt que d'établir, au prix d'une analyse laborieuse, une nouvelle liste de débris identifiés dans les contenus stomacaux, nous avons préféré essayer de définir globalement les importances relatives du phytoplancton et du zooplancton dans l'alimentation des adultes des diverses espèces.

2. Techniques d'étude

Chaque contenu stomacal a fait l'objet d'une double cotation :
- de réplétion, l'estomac étant noté 0 s'il est vide, + s'il est moins que demi-plein, ++ s'il est plus que demi-plein
- de nature : "V" si le matériel phytoplanctonique y représente plus de 80% du total, "A" si ce même pourcentage est atteint par du matériel d'origine animale, "VA" si le phytoplancton et le zooplancton y sont d'importance comparable.

On distingue très bien la nature végétale ou animale du contenu stomacal. Le phytoplancton y apparaît comme une masse verdâtre très reconnaissable (des contrôles par examens microscopiques y ont montré l'abondance des débris végétaux); le matériel d'origine animale se présente sous la forme d'agrégats blanchâtres, ou au contraire, beaucoup plus rarement, brun-noirs. La détermination de l'origine du contenu stomacal est donc relativement aisée, bien que l'appréciation de l'importance respective des deux catégories demeure forcément imprécise.

Dans cette technique d'analyse, un point essentiel doit être souligné. Il est apparu au cours de ce travail, de façon fortuite, que l'apparence du contenu stomacal se modifie dans le temps, sous l'influence du formol et de la lumière. Ce vieillissement se traduit par la disparition progressive de la teinte verte caractéristique du matériel végétal, qui finit par acquérir un aspect blanchâtre ne permettant plus de l'identifier. Selon notre système de cotation, le contenu stomacal serait donc considéré comme ayant une origine d'autant plus animale que son prélèvement serait plus ancien. En conséquence, on voit qu'il est absolument indispensable de travailler sur un matériel relativement récent, toutes les espèces étant étudiées après un laps de temps à peu près constant.

Ce phénomène est apparu au cours de l'analyse de la nutrition de E. gibboides. Les spécimens récoltés à "Caride" I (octobre 1968) et étudiés en octobre 1969, soit après 1 an, présentaient 89% de contenus stomacaux V; un comptage de contrôle ayant été effectué au même moment pour cette espèce sur des échantillons récoltés en 1964, les estomacs V n'atteignaient que quelques unités pour cent. Devant cette évidente dégradation du contenu stomacal, des analyses systématiques sur échantillons d'âges différents ont été faites pour plusieurs espèces. Les conclusions qui en découlent permettent d'établir que, dans les conditions de l'étude (conservation des récoltes dans du formol à 10%, à l'abri de la lumière directe du jour), les contenus stomacaux évoluent peu dans la 1ère année de leur conservation; entre 1 et 2 ans, le vieillissement du matériel stomacal conduit à surestimer de 10% environ la catégorie A au détriment de la catégorie V; la décoloration s'accélère par la suite, et devient totale au bout de 4 à 5 ans.

Cet état de fait nous a donc contraint à sélectionner rigoureusement les échantillons adéquats, en ne retenant que les organismes récoltés depuis moins de 18 mois; ainsi qu'il apparaît dans le tableau 59, cette nécessité a beaucoup réduit, pour certaines espèces, le matériel disponible. Par contre, la réplétion des estomacs, qui ne se modifie pas avec le temps, a pu être étudiée sur un nombre de spécimens beaucoup plus important.

Enfin, il faut noter que seul le contenu de l'estomac a été considéré ici. Certains auteurs (PONOMAREVA 1963) estiment qu'il convient de tenir compte également de la nourriture en cours d'ingestion, emprisonnée dans les pattes thoraciques ("basket"); mais nous avons pensé, avec MAUCHLINE (1967), que ce matériel risquait fort d'être artificiel, et de ne représenter

TABLEAU 59. Niveaux trophiques (les espèces sont classées par ordre d'importance décroissant du matériel d'origine animale dans leurs contenus stomacaux : A + (VA/2) % décroissants).

Espèces	Nb. individus examinés	% estomacs vides	% A	% VA	% V	A +(VA/2)%
T. aequalis	844 *	2%	98%	2%	0	99%
N. boopis	131	13%	97%	1%	2%	98%
S. abbreviatum	14 **	(env. 50%)	93%	7%	0	96%
T. orientalis	51	10%	87%	13%	0	93%
N. gracilis	37 **	-	84%	2%	14%	85%
N. flexipes	57	21%	78%	4%	18%	80%
T. monacantha	1 115 *	9%	59%	38%	3%	78%
T. pectinata	110	3%	53%	40%	7%	73%
T. cristata	36	44%	65%	0	35%	65%
N. microps	20 **	-	60%	0	40%	60%
E. diomedae	989 *	1%	37%	40%	23%	57%
N. tenella	542 *	35%	50%	4%	46%	52%
T. tricuspidata	1 556 *	7%	17%	42%	41%	38%
B. amblyops	66	8%	7%	31%	62%	22%
E. paragibba	48 **	-	2%	10%	88%	7%
E. gibboides	199	4%	4%	7%	89%	7%

* Sur sous-échantillons pour les stations les plus abondantes

** Non compris les estomacs vides.

que les débris saisis par l'animal au cours de la récolte, pendant son séjour dans le filet.

3. Niveaux trophiques

A partir des cotations A/VA/V établies pour les différentes espèces, on détermine leurs niveaux trophiques, qui peuvent aussi, plus commodément, être définis par un seul nombre obtenu en faisant l'une des sommes : A + (VA/2) % ou V + (VA/2) %, l'une et l'autre étant complémentaires, et quantifiant respectivement les parts du matériel d'origine animale et végétale.

L'ensemble des résultats est reporté dans le tableau 59 et sur la figure 72. L'analyse de ces données conduit aux conclusions suivantes (rappelons que cette étude ne porte que sur les adultes) :

- bien que l'euryphagie soit la règle, on observe cependant toute la gamme des possibilités entre herbivores et carnivores. En regroupant les espèces par catégories, on peut considérer que :

. T. aequalis, N. boopis, S. abbreviatum, T. orientalis sont strictement carnivores.

. N. gracilis, N. flexipes, T. monacantha, T. pectinata apparaissent essentiellement carnivores, mais complètent leur alimentation par du matériel végétal.

. T. cristata, N. microps, E. diomedae, N. tenella se révèlent typiquement euryphages, le phyto et le zooplancton concourant à peu près également à leur nutrition.

. chez T. tricuspidata et B. amblyops le matériel végétal domine nettement; toutefois le zooplancton figure encore pour 1/3 à 1/5 de la nourriture totale ingérée.

. E. paragibba et E. gibboides sont strictement herbivores.

- On constate que, dans l'ensemble, les ressources animales occupent une place prépondérante, puisque 12 espèces sur 16 y ont recours pour plus de la moitié de leur nourriture totale.

- Bien qu'appartenant au groupe des Euphausiacés prédateurs, les espèces du genre Nematoscelis sont loin d'être exclusivement carnivores, en particulier N. tenella qui dépend pour moitié environ du phytoplancton pour sa subsistance. Au contraire, les espèces des genres Stylocheiron (S. abbreviatum) et Nematobrachion (N. boopis et N. flexipes) se révèlent nettement prédatrices.

- On remarque que certaines espèces présentent un pourcentage élevé d'estomacs VA, c'est-à-dire dans lesquels les matériels animal et végétal coexistent (T. tricuspidata, T. monacantha, T. pectinata, E. diomedae, B. amblyops); chez d'autres au contraire, on observe des contenus stomacaux d'origine soit animale soit végétale, mais très rarement mélangés (T. cristata, N. tenella, N. microps, N. flexipes). Il est possible que ces deux types d'euryphagie correspondent à des comportements nutritionnels différents.

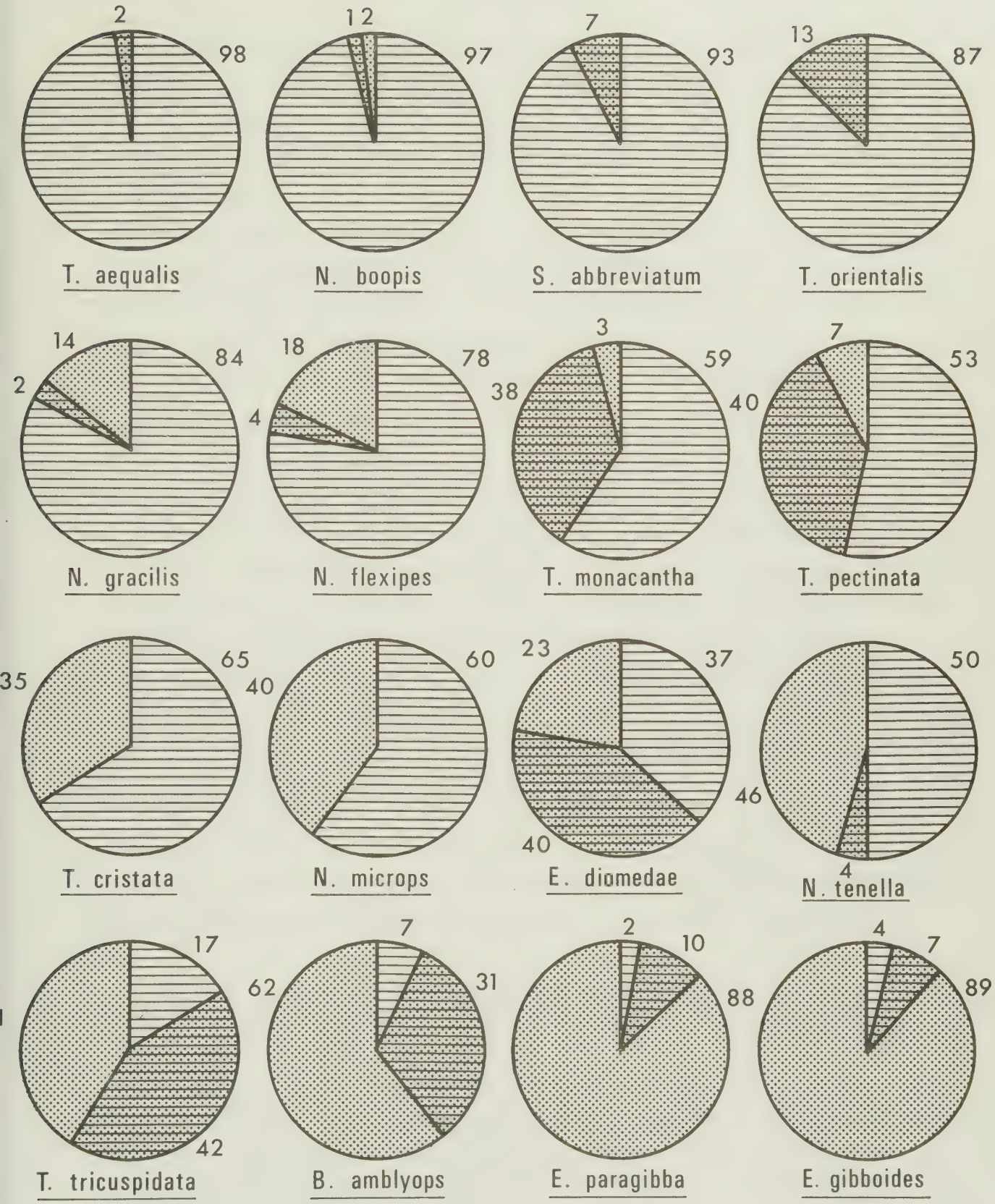


Fig. 72 _ Niveaux trophiques (adultes)

A VA V

- L'analyse du contenu stomacal de E. diomedae s'est avéré particulièrement difficile; en effet, la texture et la teinte vert pâle en sont très constantes et suggèrent un degré élevé d'euryphagie. Le matériel d'origine animale y apparaît dominant, toujours mélangé cependant à une petite quantité de phytoplancton.

- On ne remarque aucune corrélation entre le niveau trophique des espèces et le pourcentage d'estomacs vides. En théorie, les espèces prédatrices devraient montrer de plus amples fluctuations du coefficient de réplétion que les phytophages, mais dans le cas des Euphausiacés, les niveaux trophiques atteints sont sans doute trop peu élevés pour que cette caractéristique se dégage.

- les niveaux trophiques ne semblent pas liés de façon rigoureuse au biotope occupé. On constate en effet que des espèces peuplant de nuit les couches de surface, comme T. aequalis, peuvent être carnivores, alors que d'autres, profondes, comme B. amblyops, réservent une place importante à la phytophagie. En ce qui concerne cette dernière espèce, la présence de pigments végétaux dans l'estomac a souvent été rapportée, et les auteurs ont difficilement expliqué la compatibilité de ce type de nutrition avec le biotope très profond de l'espèce. C'est NEMOTO (1968), et NEMOTO et SAIJO (1968) qui ont montré qu'en fait les pigments présents dans l'estomac des espèces profondes sont dégradés, et proviennent de l'ingestion de phytoplancton mort en train de couler. Chez les espèces de surface au contraire, les pigments du contenu stomacal sont issus de cellules phytoplanctoniques vivantes; c'est ainsi que l'analyse pigmentaire du contenu stomacal de T. tricuspidata ("surface feeder") a révélé la présence de 10% de chlorophylle a; ce pourcentage tombe à 1,5% chez T. monacantha, 0,8% chez N. gracilis et 0,01% chez B. amblyops.

On voit donc qu'il convient de distinguer plusieurs catégories, de significations différentes, parmi le groupe des espèces herbivores ou euryphages.

- Bien que très peu d'observations qualitatives aient été réalisées, des débris de Copépodes ont très souvent été remarqués dans les estomacs de N. boopis et T. cristata, qui apparaissent ainsi comme des prédateurs habituels de ces organismes. De même, ainsi que l'avait rapporté MARSHALL (1954) pour T. acutifrons, les gros spécimens de certaines espèces portent très régulièrement des écailles de poisson dans leur basket. Ainsi que nous l'avons dit précédemment, nous pensons que le contenu du basket est artificiel, et représente ce que l'animal attrape dans le collecteur du filet au cours du

trait, où tourbillonnent en particulier de nombreuses écailles de poissons. Toutefois, on a constaté une très nette corrélation entre la taille des Euphausiacés et la fréquence de la présence d'écailles de poissons dans le basket (tableau 60) : cette observation plaide en faveur d'une certaine réalité de l'ichthyophagie.

TABLEAU 60. Pourcentages d'individus retenant des écailles de poisson dans leur basket, en fonction de leur taille.

Tailles / Espèces	3,5	3,0	2,5
T. monacantha	57%	38%	-
T. tricuspidata	-	40%	27%
T. orientalis	52%	27%	-
T. pectinata	70%	58%	29%

4. Conditions de la nutrition

Les données disponibles à la suite des analyses effectuées pour cette partie du travail, permettent de rechercher si les variations de réplétion de l'estomac et de nature du contenu stomacal sont liées à l'un des paramètres suivants : heure de la récolte, taille (âge) des organismes, sexe, stade ovarien et saison.

4.1. Variations horaires de la réplétion de l'estomac et de la nature du contenu stomacal

Une fraction importante des espèces entreprenant journellement des migrations verticales qui les amènent de nuit dans les couches superficielles riches en phyto et zooplancton, alors que l'habitat diurne profond est moins densément peuplé, on s'attend logiquement à trouver une différence très nette entre les contenus stomacaux diurnes et nocturnes, tant au point de vue réplétion que nature du matériel ingéré. Or, l'analyse de nos données contredit partiellement cette image simpliste.

Une première étude fut entreprise sur le matériel des croisière "Caride", en considérant d'une part les récoltes de nuit (20h - 04h), d'autre part les récoltes de jour (07h - 17h). Une intensité nocturne plus grande de la nutri-

tion n'apparut que pour T. tricuspidata, E. diomedae et N. flexipes, tandis qu'aucune différence significative de la réplétion stomacale n'était décelable chez T. monacantha, T. orientalis, T. pectinata, N. boopis, N. tenella, E. gibboides. En ce qui concerne la nature de la nourriture ingérée, seul N. tenella montra une nette disparité jour-nuit, ainsi qu'il est indiqué dans le tableau 61. Cette absence de variation semblait confirmer d'autres recherches, réalisées sur M. norvegica par FISHER et GOLDIE (1959) et sur T. raschii par MAUCHLINE (1966).

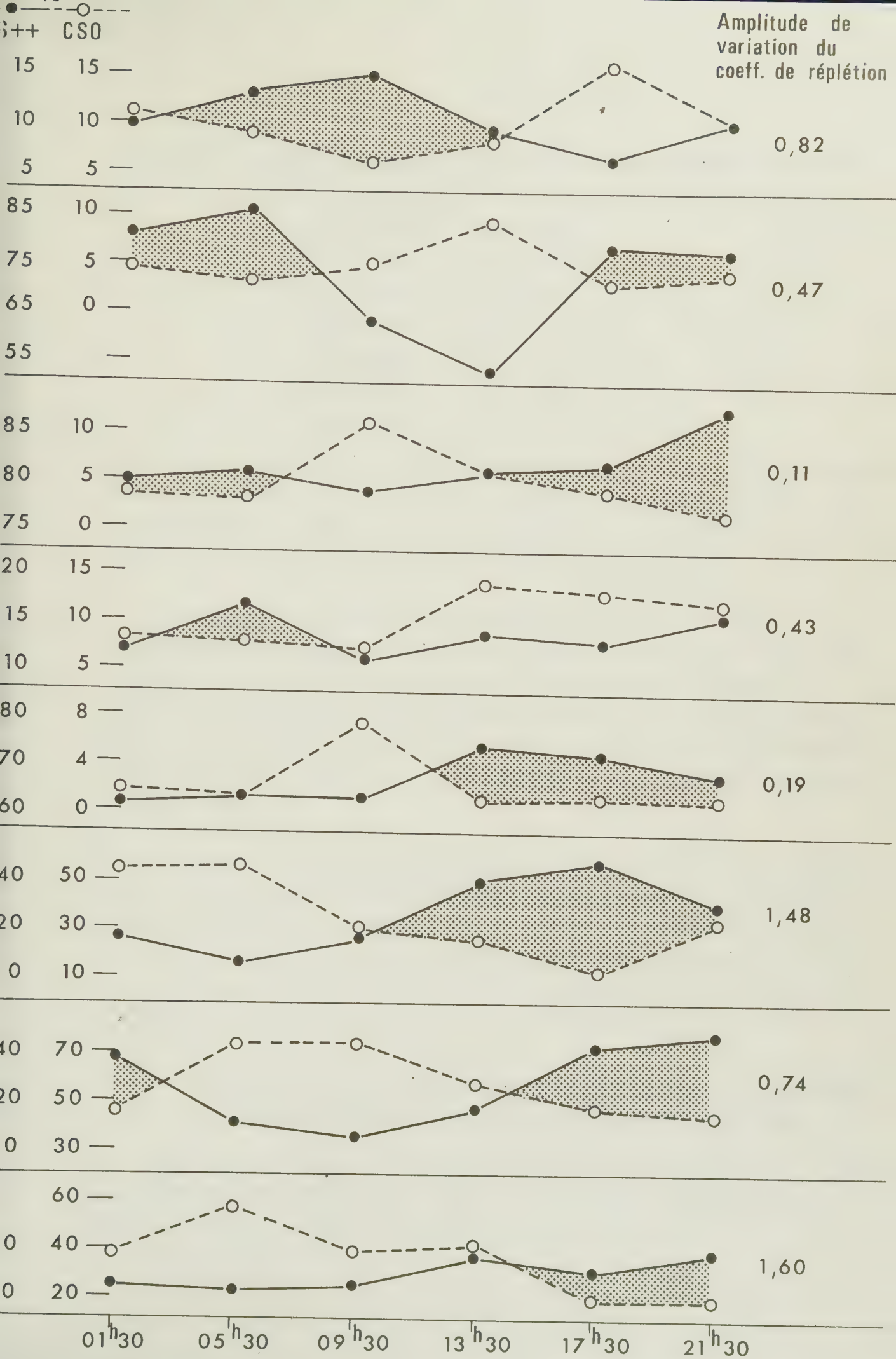
TABLEAU 61. Différence Jour-Nuit de la nature du contenu stomacal chez N. tenella.

	A	VA	V
Jour	90%	2%	8%
Nuit	54%	6%	40%

En fait, une analyse plus détaillée effectuée ensuite sur le matériel des croisières "Cyclone", pour laquelle on dispose de 6 séries de prélèvements par 24 heures et non plus seulement des catégories "Jour" et "Nuit", fit apparaître une situation plus nuancée. Il semble en effet que les heures de nutrition maximale des espèces ne soient pas centrées sur les heures nocturnes dans la plupart des cas, de sorte que le découpage Jour-Nuit ne coïncide pas avec le rythme nutritionnel. Malheureusement, seule la cotation de réplétion a été établie pour ces échantillons, et par conséquent nous ne disposons pas d'éléments suffisants pour rechercher d'éventuelles fluctuations horaires de la nature du contenu stomacal.

La figure 73 fait apparaître les heures où la nutrition s'intensifie pour les différentes espèces. On notera que les variations des pourcentages d'estomacs vides (C S O) et pleins (CS ++), très cohérentes dans la plupart des cas, décrivent une courbe de type sinusoïdal. Les valeurs CSO et CS ++ ont été centrées sur leurs moyennes respectives; l'amplitude de la variation journalière du coefficient de réplétion $\left[\right.$ (réplétion maximale-réplétion minimale)/ réplétion moyenne $\left.\right]$ y est également reportée.

En considérant que les heures où la nutrition s'intensifie sont comprises entre le moment où les pourcentages de CS ++ et de CSO augmentent et diminuent respectivement, et le moment où le mouvement inverse s'amorce, on obtient,



g. 73 Variations horaires de la réplétion stomacale

pour les différentes espèces, les heures de nutrition maximale suivantes :

- T. tricuspidata : 15h à 06h
- T. monacantha : 00h à 10h
- T. pectinata : 13h à 06h
- T. orientalis : 21h à 06h
- T. aequalis : 12h à 00h
- T. cristata : 08h à 20h
- N. boopis : 15h à 00h
- N. tenella : 13h à 00h

On constate en effet que ces heures sont loin d'être centrées sur les phases diurne et nocturne, et n'apparaissent pas liées nettement aux niveaux trophiques; on peut noter cependant que T. cristata mange surtout de jour, son habitat profond étant pratiquement dépeuplé pendant la nuit.

L'amplitude de variation de la réplétion demeure assez réduite. Les valeurs maximales sont relevées pour les espèces prédatrices se nourrissant de proies relativement grosses (Copépodes) : T. cristata, N. boopis. Au contraire, les espèces plus phytophages, ou celles dont la nourriture animale se compose sans doute essentiellement de petits organismes (Foraminifères, Radiolaires, Tintinnides...) présentent un coefficient de réplétion plus constant.

Au total, on peut donc conclure à l'existence d'un cycle de l'intensité de la nutrition, dont l'amplitude demeure cependant assez faible, et qui s'avère en général décalé par rapport à l'alternance Jour/Nuit. Les phases de ce cycle ne paraissent pas liées aux niveaux trophiques des espèces, et ne correspondent pas (sauf peut être chez N. tenella) à un changement dans la nature de la nourriture ingérée.

4.2. Variations du coefficient moyen de réplétion et de la nature du contenu stomacal en fonction de la taille des organismes.

Les larves et juvéniles n'ayant pas été étudiés, rappelons qu'il s'agit uniquement ici des adultes; on ne peut par conséquent s'attendre qu'à de petites différences entre les groupes de tailles considérés.

En ce qui concerne la réplétion moyenne des estomacs, aucune différence significative n'a été relevée chez :

T. monacantha : (groupes de tailles 3,5 et 3,0)
T. pectinata : (" " " 3,5 et 3,0)
T. tricuspidata : (" " " 3,5/3,0 et 2,5)
N. tenella : (" " " 2,5/2,0 et 1,6)
E. gibboides : (" " " 3,0 et 2,5)

L'intensité moyenne de la nutrition paraît s'accroître avec la taille chez :

T. orientalis : (CS ++ = 71% pour le G.T. 3,5
48% pour le G.T. 3,0)

T. aequalis : (CS ++ = 79% pour le G.T. 2,5
63% pour le G.T. 2,0)

N. boopis : (CS ++ = 38% pour les G.T. 3,5/3,0
28% pour le G.T. 2,5)

E. diomedae : (CS ++ = 95% pour les G.T. 2,5/2,0
81% pour le G.T. 1,6)

On peut donc conclure que, lorsqu'une variation de l'intensité de la nutrition en fonction de la taille existe, elle s'établit dans le sens d'une corrélation positive.

En ce qui concerne la nature de la nourriture ingérée, on a observé une légère tendance à l'accroissement de l'importance du matériel d'origine animale en fonction de la taille chez T. tricuspidata, E. diomedae et N. flexipes (les effectifs disponibles sont toutefois très faibles pour cette dernière espèce), ainsi qu'il apparaît dans le tableau 62.

TABLEAU 62. Evolution de la nutrition en fonction de la taille

		A	VA	V
T. tricuspidata	3.5/3.0	23%	51%	26%
	2.5	18%	47%	35%
E. diomedae	2.5/2.0	42%	35%	23%
	1.6	28%	50%	22%
N. flexipes	2.5	92%	8%	0
	2.0	62%	19%	19%

Cette évolution eût sans doute été plus marquée si on avait également considéré les larves et juvéniles, dont la dépendance vis-à-vis du phytoplancton est probablement plus étroite. Les adultes des autres espèces étudiées n'ont révélé aucun changement sensible du régime alimentaire en fonction de la taille; une telle indépendance avait été reconnue chez M. norvegica (FISHER et GOLDIE 1959) et chez T. raschii (MAUCHLINE 1966).

4.3. Variations de la réplétion et de la nature du contenu stomacal selon le sexe et la maturité ovarienne

Aucune différence systématique du coefficient moyen de réplétion, ni de la nature du contenu stomacal, n'a été mise en évidence entre mâles et femelles. Le sens des disparités observées varie en effet d'une espèce à l'autre et s'inverse selon les croisières considérées.

Par contre, une très légère tendance à une nutrition plus intense, ainsi qu'à une préférence croissante pour la nourriture d'origine animale, a été notée pour presque toutes les espèces au cours de la maturation ovarienne. Toutefois, le seul cas où une évidente corrélation a été observée est celui de N. tenella. Chez cette espèce en effet, la femelle porte ses oeufs après la ponte et il semble que ce comportement soit un handicap très sérieux dans la recherche de la nourriture. Les différents stades de maturité ovarienne s'accompagnent des taux de réplétion indiqués dans le tableau 63.

TALBEAU 63. Réplétion stomacale moyenne en fonction du stade de maturité ovarienne chez N. tenella

	St I - II	St III - IV	oeufs extérieurs
CS 0	53%	14%	66%
CS + +	28%	70%	14%

On observe donc dans ce cas une considérable intensification de la nutrition au cours de la maturation ovarienne, suivie d'une chute brutale après la ponte pendant la période au cours de laquelle la femelle porte ses oeufs.

4.4. Variations saisonnières du coefficient de réplétion stomacale

Nos données saisonnières sont limitées à celles des croisières "Cyclone", puisque les analyses concernant la nutrition au cours des croisières "Caride" n'ont porté que sur CA I. Par conséquent, une période de six mois seulement est couverte. De plus, la nature du contenu stomacal n'ayant pas été relevée au cours des croisières "Cyclone", seules sont disponibles les données concernant la réplétion, schématisées sur la figure 74.

On constate une fluctuation cohérente du coefficient de réplétion chez T. tricuspidata, T. orientalis, N. boopis, T. cristata et T. aequalis, bien que son amplitude demeure faible. Chez T. monacantha, T. pectinata et N. tenella, l'image obtenue est confuse.

Pour l'ensemble des 8 espèces, les mois d'avril à juillet apparaissent plus favorables que mars et août-septembre, ainsi que le montre le tableau 64.

TABLEAU 64. Variations saisonnières du coefficient de réplétion stomacale pour 8 espèces du Pacifique équatorial ouest

Mois	Nombre d'espèces dont le coefficient de réplétion est supérieur à la moyenne
Mars	3
Avril	6
Mai	7
Juin	6
Juillet	6
Août	4
Septembre	2

Compte tenu de la trop brève période considérée, il est toutefois difficile de dire si ces faits traduisent une situation fondamentale ou accidentelle.

5. Synthèse sur les comportements nutritionnels

Nous avons défini précédemment (§ 3) les niveaux trophiques des espèces, de sorte que nous savons, au moins grossièrement, de quoi se compose leur nourriture. Nous savons également quand cette nourriture est préférentiellement ingérée (§ 4.1.). Enfin, l'étude exposée au cours du chapitre IV

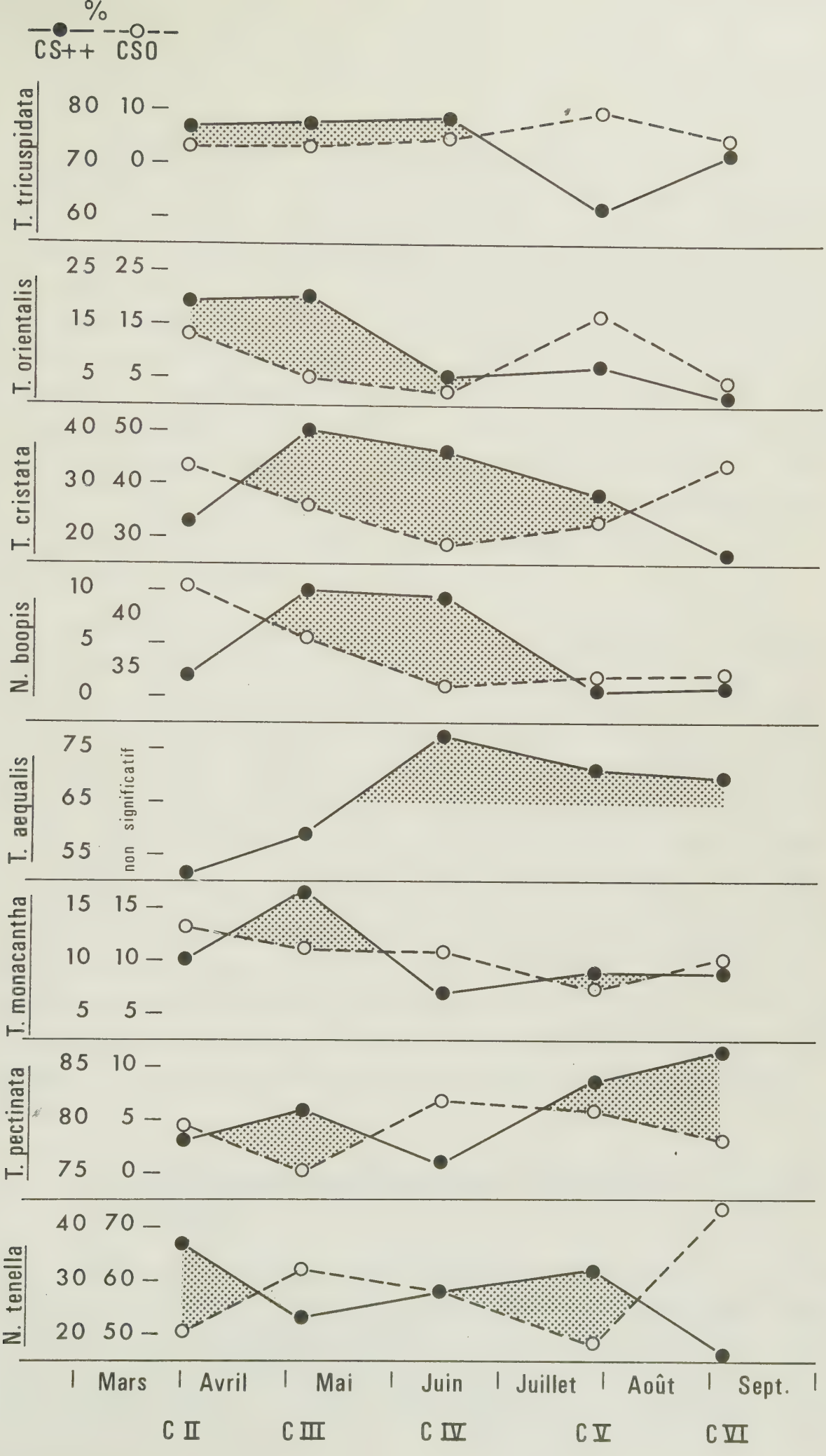


Fig. 74. Variations saisonnières de la réplétion stomacale moyenne

(Distributions verticales) nous permet de dire où se situent les espèces. Pour 9 d'entre elles, nous possédons l'ensemble des informations qui permettent de répondre à ces trois questions essentielles. La figure 75 schématise pour ces espèces les conditions spatio-temporelles de la nutrition; en intégrant ces données, on obtient une image d'ensemble de la prédation qu'elles exercent (fig. 76). On constate deux maxima bien individualisés : d'une part, en fin d'après-midi (14h - 20h) dans les couches intermédiaires (400-600 m), d'autre part en surface (0-100 m) de nuit (20h - 06h). On observe par contre que la nutrition est peu active, non seulement en surface de jour (0-300 m; 06h - 20h) et en profondeur de nuit (300-800 m; 22h - 06h), ce qui est logique puisque ces zones se trouvent alors relativement dépeuplées, mais aussi pendant toute la première partie de la période diurne (06h - 12h) dans les couches profondes.

Toutefois, la figure 76 ne représente pas l'intensité de la prédation exercée globalement par ces 9 espèces. Pour estimer ce paramètre, il est naturellement nécessaire de tenir compte de leurs abondances respectives, qui figurent dans le tableau 9, région C (ch. III) : E. diomedae par exemple, représenté par 984 individus par 1 000 m^3 constitue une masse de prédateurs bien supérieure à T. pectinata qui n'est présent qu'à raison de 0,6 individu par 1 000 m^3. En tenant compte de ce facteur, on peut évaluer la prédation supportée par les populations des différentes couches au cours de la journée, du fait de ces 9 espèces (fig. 77). Le schéma rappelle celui de la fig. 76, les heures et profondeurs d'activité étant sensiblement identiques; mais on constate cette fois que l'échelle est de type logarithmique : on retrouve bien les deux maxima précédemment déterminés, mais la prédation qui s'exerce en subsurface de nuit est plus de dix fois supérieure à celle que supportent les populations des couches intermédiaires en fin de période diurne.

6. Structures trophiques des populations dans les différentes zones géographiques

Connaissant les niveaux trophiques des principales espèces, nous pouvons maintenant préciser celui des populations d'Euphausiacés rencontrées dans les différentes zones géographiques étudiées, en déterminant par exemple, pour chacune d'elles, quelle est la somme de la prédation exercée par l'ensemble des individus vis-à-vis du petit zooplancton. Pour cela, il suffit de faire

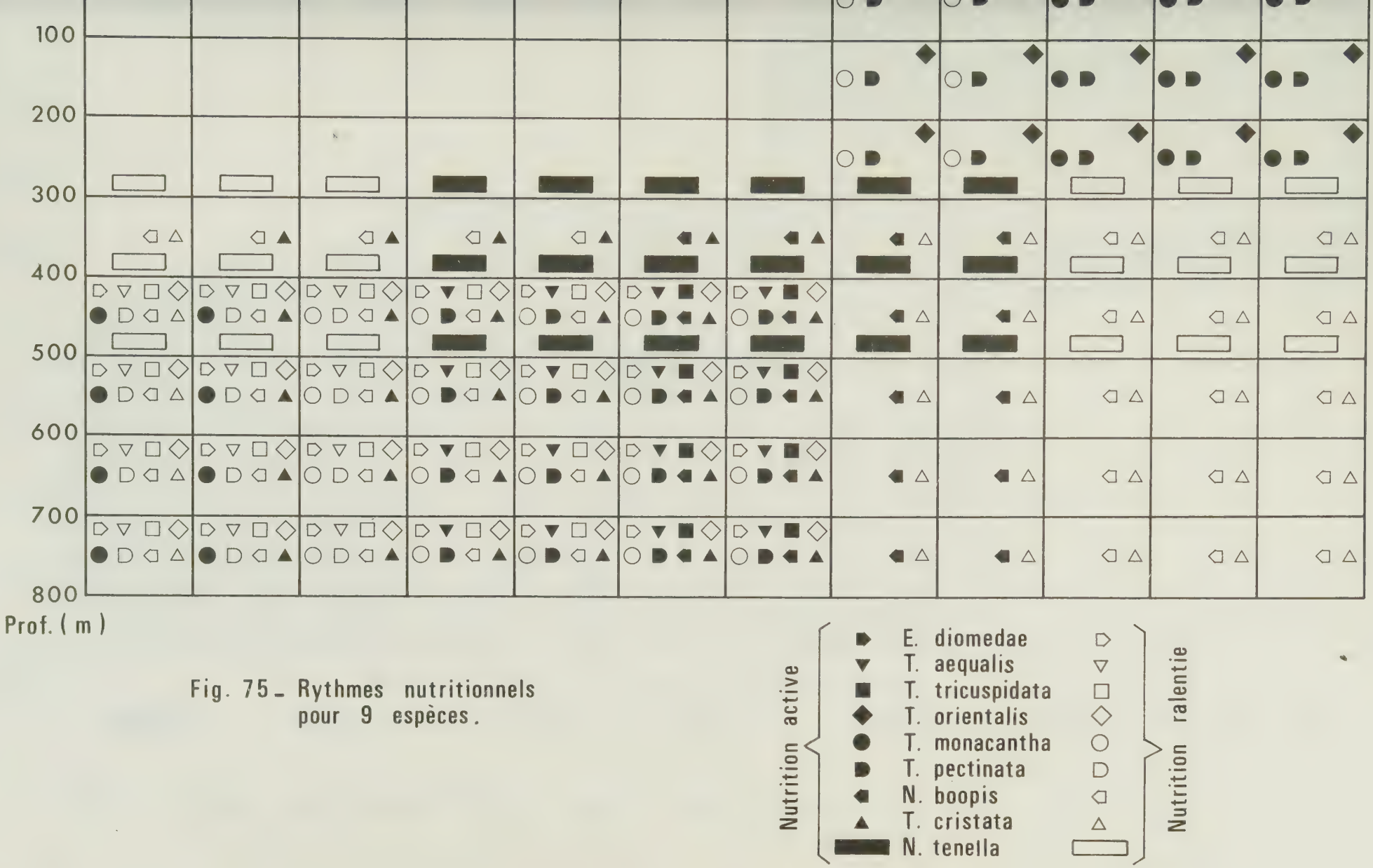


Fig. 75 - Rythmes nutritionnels pour 9 espèces.

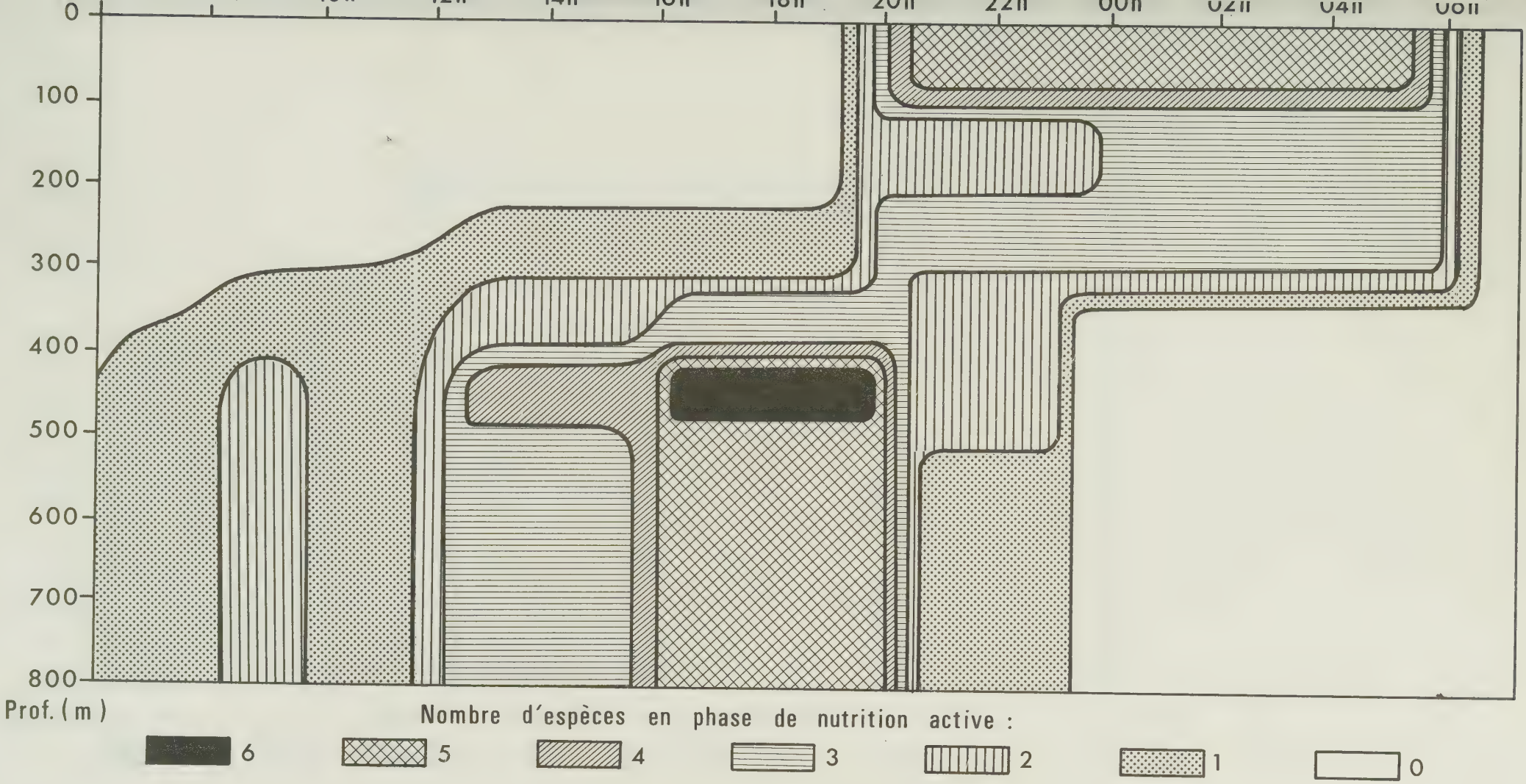


Fig. 76_ Schéma spatio-temporel de la nutrition pour 9 espèces.

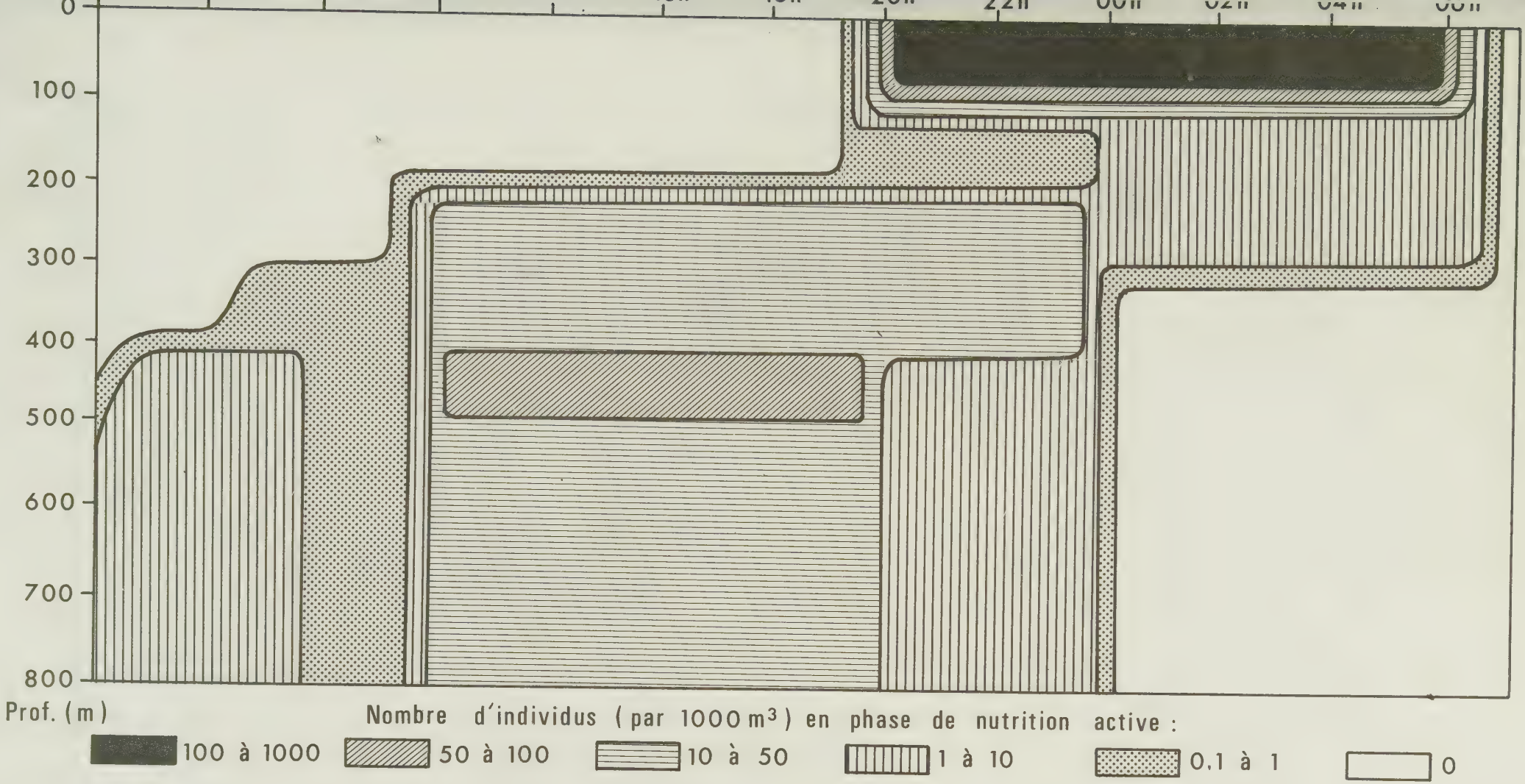


Fig. 77_ Intensité de la prédation exercée par les 9 espèces.

la somme, pour chaque région, des produits du niveau trophique de chaque espèce par son importance (en %) dans la population de la zone considérée. Cela revient à estimer en quelque sorte le pourcentage des carnivores dans les différents peuplements. On a utilisé les données faunistiques du tableau 9, représentant les populations réelles estimées. Les résultats obtenus figurent dans le tableau 65. Aucune estimation n'est disponible pour la zone E, du fait que 88% de la population est constituée par la seule espèce E. eximia dont le niveau trophique nous est inconnu. Pour les autres zones, nous connaissons les niveaux trophiques de :

73,3%	des	individus	de la zone	A
80,2%	"	"	"	B
49,7%	"	"	"	C
80,8%	"	"	"	D

On voit donc que les zones A, B et D se trouvent bien définies trophiquement, alors que la moitié de la population de la zone C demeure non déterminée. Cependant, toutes les espèces de cette région dont le niveau trophique nous est inconnu sont de très petite taille : E. tenera, S. carinatum, S. affine, S. longicorne et S. elongatum, de sorte qu'il est extrêmement probable que la part du matériel végétal se révèle prépondérante dans leur nourriture. Or, le calcul montre que le niveau trophique moyen de ces 5 espèces $\leq [A + (VA/2)]$ devrait être supérieur à 50 pour que l'ordre dans lequel se classent les régions A à D d'après le tableau 65 se trouve modifié. Considérant cette éventualité comme improbable, nous admettrons que les données du tableau 65 traduisent la situation la plus vraisemblable.

On constate donc que, pour l'ensemble des populations d'Euphausiacés, l'importance de la nourriture d'origine animale décroît régulièrement de la zone D aux zones B puis A et enfin C; autrement dit, l'importance des carnivores dans les populations de ces zones décroît selon ce même ordre.

Ainsi, les structures trophiques viennent compléter et confirmer l'image qui avait été définie au chapitre zoogéographie, puis précisée au cours de l'étude écologique (Diversité). La zone D (Pacifique tropical central) se révèle la plus pauvre, peuplée de nombreuses espèces (diversité élevée) parmi lesquelles dominent les carnivores; ces caractéristiques s'atténuent en zone B, puis s'inversent dans la région équatoriale, plus riche, dominée par quelques espèces très abondantes de bas niveau trophique; la densité des

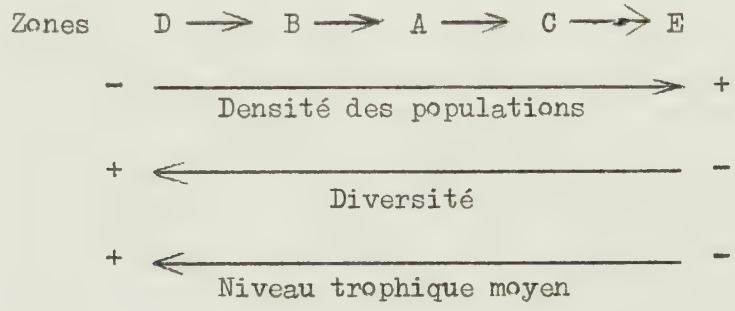
TABLEAU 65. Structures trophiques des populations

p = pourcentage en nombre par rapport à la population totale

Espèces	niveaux trophiques A + (VA/2)	p [A + (VA/2)] Zone A p		Zone B p		Zone C p		Zone D p	
tricuspidata	38	0,4%	15,2	1,5%	57,0	0,4%	15,2	3,5%	133,0
orientalis	93	0,1%	9,3	0,1%	9,3	-	-	-	-
pectinata	73	-	-	0,1%	7,3	-	-	0,3%	21,9
monacantha	78	0,1%	7,8	0,1%	7,8	0,1%	7,8	-	-
aequalis / subaequalis / obtusifrons	99	1,5%	148,5	2,9%	287,1	-	-	35,4%	3504,6
abbreviatum	96	2,5%	240,0	16,7%	1603,2	3,7%	355,2	18,3%	1756,8
diomedae / brevis / mutica	57	48,4%	2758,8	37,4%	2131,8	30,8%	1755,6	10,0%	570,0
paragibba	7	4,3%	30,1	9,0%	63,0	3,7%	25,9	0,5%	3,5
tenella	52	6,6%	343,2	3,5%	182,0	1,1%	57,2	2,3%	119,6
microps / atlantica	60	5,6%	336,0	6,9%	414,0	2,6%	156,0	8,6%	516,0
gracilis	85	3,6%	306,0	1,2%	102,0	7,2%	612,0	0,2%	17,0
flexipes	80	-	-	0,4%	32,0	0,1%	8,0	1,6%	128,0
boopis	98	0,2%	19,6	0,4%	39,2	-	-	0,4%	39,2
amblyops	22	-	-	-	-	-	-	0,1%	2,2
TOTAL	-	73,3%	4 215	80,2%	4 936	49,7%	2 993	80,8%	6 812

populations équatoriales, leur faible diversité, leur niveau trophique peu élevé, s'accusent de l'ouest (zone A) vers l'est (zone C); en toute logique, on peut penser que ces caractères sont encore plus marqués en zone E, c'est-à-dire que l'espèce dominante E. eximia devrait être essentiellement phytophage.

Quoi qu'il en soit, la zoogéographie, l'écologie et les structures trophiques définissent une image très cohérente des populations d'Euphausiacés du Pacifique équatorial et tropical sud, schématisée ci-dessous :



—

B. PREDATION

(I) Les Euphausiacés comme source de nourriture

1. Importance quantitative globale

Dans certains océans, les Euphausiacés peuvent être considérés comme les organismes essentiels sur lesquels repose tout l'équilibre biologique. Le cas le plus évident est celui de l'Antarctique, où Euphausia superba, se nourrissant directement sur le phytoplancton, représente l'aliment essentiel des baleines, des phoques, des pingouins, des oiseaux, et très probablement d'une grande partie des poissons (RUUD 1932, HARDY et GUNTHER 1939, NEMOTO 1966, BURUKOVSKIY et YAGOROV 1967 etc...); cette position exceptionnelle a fait considérer E. superba comme l'organisme clef de l'Antarctique par tous les auteurs. Encore peut-on penser qu'à la liste de ses prédateurs risque de s'ajouter prochainement celui qui se révèlera sans aucun doute le plus efficace : la biomasse fantastique représentée par cette espèce, que l'on estime capable de supporter une pêche annuelle de 100 à 500 millions de tonnes (à comparer aux 66 millions de tonnes de la pêche mondiale actuelle), sa haute valeur nutritive susceptible de fournir une farine de première qualité pour l'élevage à des conditions économiquement rentables, ont incité l'homme à étudier de très près les possibilités d'une utilisation directe de cette ressource (BURUKOVSKIY 1967, SASAKI, INOUE et MATSUIKE 1968, STUDENETSKIY 1967, Il'ICHEV 1967, OSOCHENKO 1967).

Mise à part cette situation extrême limitée à l'Antarctique, les Euphausiacés sont considérés dans la plupart des cas comme une nourriture de première importance pour nombre de poissons de grande valeur économique, tels que hareng ou morue, ainsi que nous le verrons au chapitre suivant. Dans les mers tropicales et équatoriales, la situation s'avère plus difficile à définir, tant du fait d'une prospection infiniment plus lâche, que d'une exploitation commerciale beaucoup moins poussée des poissons pélagiques, dont l'alimentation demeure par conséquent très mal connue. En effet, bien que KNOX (1970) estime que le Pacifique sud contient sans doute les plus vastes ressources inexploitées de l'océan mondial, rien ou presque n'est connu de ses populations pélagiques (Clupéides, Carangues etc...) à l'exception des Thons du large (pêcheries Japonaises et Coréennes) et surtout des Anchois des côtes d'Amérique du Sud qui fournissent à eux seuls 16% du tonnage mondial de la pêche (KASAHARA 1970).

Dans ce contexte, les bilans peuvent difficilement s'établir, mais on peut toutefois définir assez exactement quel potentiel nutritif les Euphausiacés représentent dans ces régions. En considérant l'ensemble du matériel

recueilli au cours des croisières "Cyclone", par traits obliques 0-1 200 mètres au IKMT 10 pieds, les Euphausiacés constituent en moyenne 7,7% de la biomasse totale, qui se répartit par ailleurs entre les poissons micronectoniques (55%), les autres groupes de crustacés (22%) et les taxas divers (15%). La composition des récoltes IKMT dans cette région est schématisée sur la figure 78. Cette estimation est très proche de celles proposées par la plupart des auteurs (KING et DEMOND 1953, BLACKBURN 1966 et 1968, TIMONIN 1969).

En nombre, PONOMAREVA (1966) admet que, entre 0 et 10 m, la densité d'Euphausiacés par 1 000 m^3 s'élève à 100-500 en zone équatoriale, mais est inférieure à 100 dans les régions tropicales; nos propres évaluations portant sur l'ensemble de la couche 0-1 200 m, aboutissent à des valeurs de 2 465 et 476 Euphausiacés par 1 000 m^3 en milieu équatorial et tropical respectivement (cf. tableau 9, ch. III, moyenne des régions A-C et B-D).

Il faut cependant rappeler que la productivité supérieure des milieux chauds (vitesses de croissance, rythmes de reproduction plus élevés et quasi-permanents), atténue les différences de richesse entre zones froides et zones tropicales, qui apparaissent très grandes lorsqu'on ne tient compte que des biomasses.

Quoi qu'il en soit, l'abondance d'un organisme n'est que l'un des paramètres qui déterminent son importance dans le milieu qu'il occupe; il convient aussi de prendre en considération sa valeur nutritive, ainsi que les conditions définissant sa disponibilité vis-à-vis des prédateurs éventuels.

2. Importance qualitative

Les recherches soviétiques et japonaises récentes (BURUKOVSKIY 1967, SASAKI, INOUE et MATSUIKE 1968) ont mis en évidence la haute valeur nutritive du "krill", transformable en farine d'excellente qualité pour l'élevage. La consommation directe par l'homme pose quelques problèmes, du fait de l'importance des parties chitineuses; toutefois, sa présentation sous forme de pâte, ou de poudre (dite "épices de mer") est d'ores et déjà réalisée, et représente un riche appoint protéinique dans l'alimentation humaine.

Enfin, on sait depuis longtemps que les Euphausiacés sont exceptionnellement riches en vitamines A (FISHER, KON et THOMPSON 1953 et 1955) et B_{12} (HIRANO et coll. 1964).

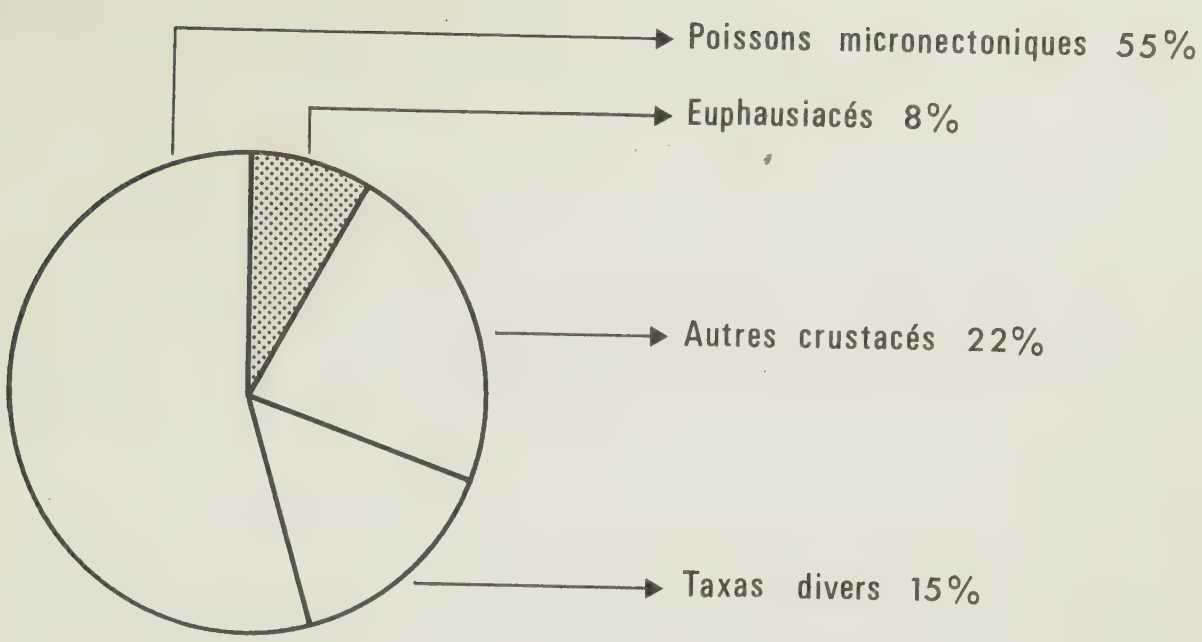


Fig. 78_ Composition des récoltes I K M T en Biomasse.

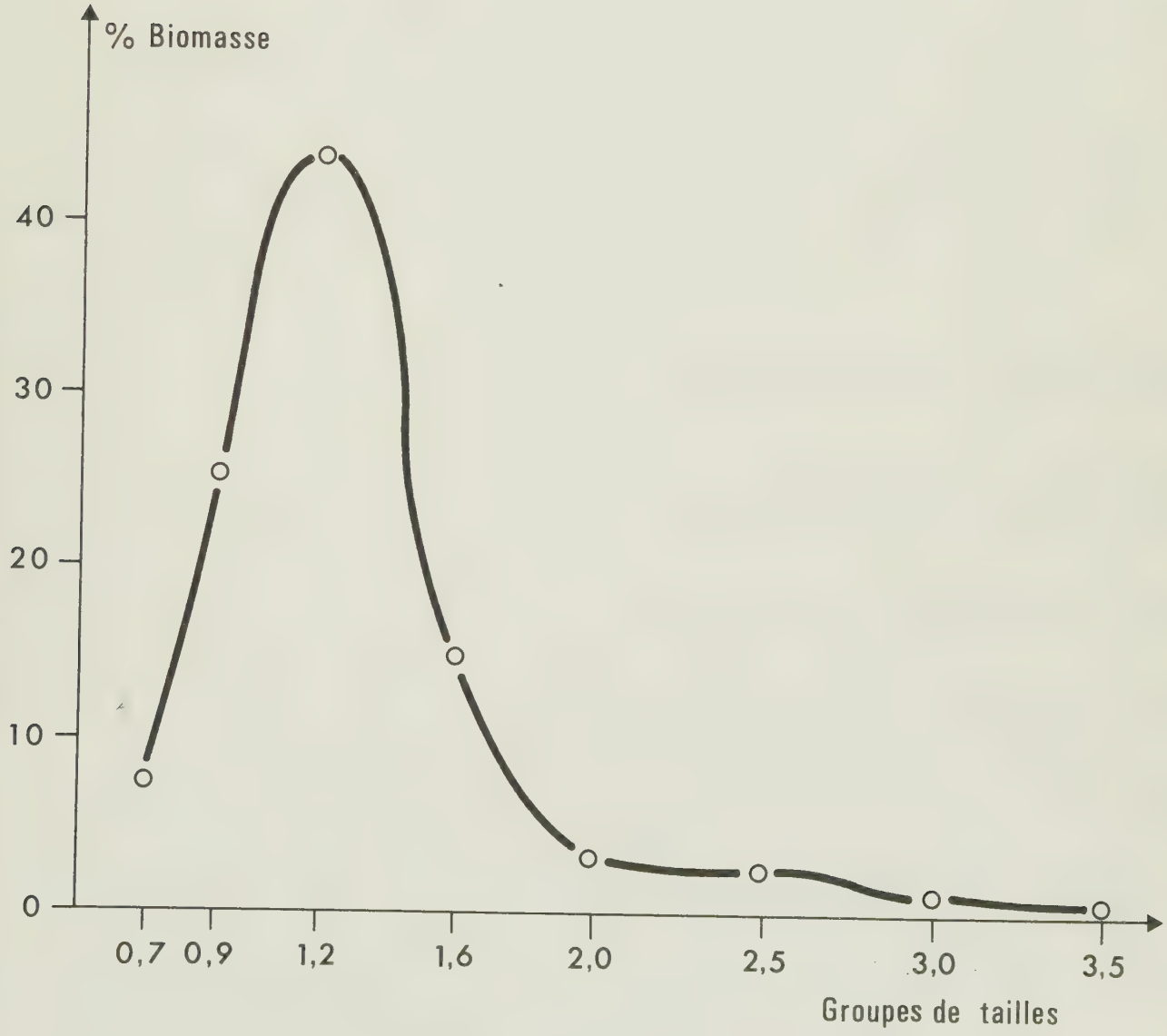


Fig. 79_ Distribution en tailles de la biomasse des Euphausiacés.

3. Facteurs de disponibilité

Nous avons défini l'importance quantitative des Euphausiacés, puis leur valeur nutritive. Il reste à préciser dans quelles conditions cette ressource est accessible aux prédateurs éventuels.

3.1. Rapports des tailles

La relation existant entre la taille d'un prédateur et celle de ses proies apparaît comme un des facteurs essentiels dans l'établissement des relations trophiques. Nous verrons en effet au chapitre suivant, qu'on peu dans la plupart des cas, établir une corrélation directe entre la longueur du prédateur et la nature ou la taille des organismes dont il se nourrit. Compte tenu de ces faits, il est important de déterminer comment la biomas des Euphausiacés se répartit dans les différents groupes de tailles, de fa çon à estimer quelle ressource nutritive ils constituent vis-à-vis de te prédateur s'attaquant à telles tailles de proies. Nous définirons égalemer quelles espèces d'Euphausiacés se révèlent quantitativement importantes da les différentes tailles, c'est-à-dire vis-à-vis de telle catégorie de prédateurs.

3.1.1. Répartition de la biomasse dans les différents groupes de tailles

Le tableau 66 indique par espèce et par groupe de tailles, la biomass estimée d'Euphausiacés par 1 000 m^3, d'après les 89 stations 0-1 200 m des croisières "Cyclone" (région A).

Au point de vue spécifique, on constate que E. diomedae fournit à lui seul plus de la moitié de la biomasse totale.

En ce qui concerne la distribution en tailles, on observe que 43,9% d la biomasse totale des Euphausiacés se composent d'animaux appartenant au groupe de tailles1,2 c'est-à-dire mesurant 10 à 15 mm et pesant 10 à 20 mg 25,4% proviennent d'organismes du groupe de tailles 0,9 (longueur 7 à 14 m poids 3 à 13 mg) et 14,8% de spécimens du groupe de tailles 1,6 (longueur 15 à 19 mm, poids 16 à 48 mg). Au total, les Euphausiacés mesurant entre 7 et 19 mm, et pesant entre 3 et 48 mg, représentent donc 84% de la biomasse du groupe dans cette région du Pacifique.

La figure 79 schématise cette répartition en tailles des biomasses.

TABLEAU 66. Biomasses estimées par 1 000 m^3 (en mg), d'après 89 stations des croisières "Cyclone" (région A).

	3.5	3.0	2.5	2.0	1.6	1.2	0.9	0.7	TOTAL	(1)
T. cristata	32	3	4	1	–	–	–	–	40	0,3%
T. tricuspidata	1	24	138	110	63	29	11	3	379	2,9%
T. orientalis	17	25	25	12	20	13	2	–	114	0,9%
T. monacantha	24	39	19	12	16	10	2	–	122	0,9%
T. pectinata	21	13	11	11	10	5	–	–	71	0,5%
T. aequalis	–	1	29	109	190	100	23	1	453	3,5%
S. carinatum	–	–	–	–	–	–	17	23	40	0,3%
S. abbreviatum	–	–	1	9	69	104	29	6	218	1,7%
S. maximum	12	28	36	27	19	10	3	–	135	1,0%
S. elongatum	–	–	–	–	–	13	37	1	51	0,4%
S. affine	–	–	–	–	–	–	37	57	94	0,7%
S. longicorne	–	–	–	–	3	29	49	11	92	0,7%
E. diomedae	–	–	–	19	914	3 504	2 086	320	6 843	52,9%
E. paragibba	–	–	–	–	63	416	74	11	564	4,4%
E. tenera	–	–	–	–	–	–	271	543	814	6,3%
N. tenella	–	–	1	13	280	736	200	11	1 241	9,6%
N. microps	–	–	8	60	175	256	254	40	793	6,1%
N. gracilis	–	–	–	1	27	400	174	–	602	4,7%
N. sexspinosus	5	3	1	–	1	1	–	–	11	0,1%
N. boopis	2	12	41	43	53	48	11	1	211	1,6%
B. amblyops	4	10	8	6	10	5	2	–	45	0,3%
TOTAL	118	158	322	433	1 913	5 679	3 282	1 028	12933	–
(2)	0,9%	1,2%	2,5%	3,3%	14,8%	43,9%	25,4%	7,9%	–	–

(1) Pourcentage de la biomasse totale représenté par chaque espèce.

(2) Pourcentage de la biomasse totale représenté par chaque groupe de tailles.

3.1.2. Importance des espèces dans les différents groupes de tailles

Le tableau 67 indique, pour chaque groupe de tailles, la part des espèces en biomasse. On constate que, suivant la taille d'organismes considérée, un petit nombre d'espèces, de l'ordre de 5, fournit la plus grande partie de la biomasse totale. La figure 80 exprime, en pourcentage de la biomasse totale par taille, la distribution quantitative des espèces; en fonction de la taille des proies sélectionnées par tel prédateur, on peut déterminer, vis-à-vis de celui-ci, l'importance des différentes espèces. On notera l'existence de deux groupements bien individualisés : d'une part, tout le genre Thysanopoda, plus Stylocheiron maximum, Nematobrachion boopis et Bentheuphausia amblyops qui dominent dans les grandes tailles jusqu'au groupe 2,0. Dans les petites tailles à partir du groupe 1,6, on observe au contraire la prépondérance des genres Euphausia, Nematoscelis et Stylocheiron (sauf S. maximum).

3.2. Coïncidence des biotopes

La coïncidence dans le temps et dans l'espace des habitats des prédateurs et de leurs proies est évidemment une condition essentielle à l'établissement des rapports de prédation.

En ce qui concerne les Euphausiacés, PONOMAREVA (1963) remarque que les espèces migratrices échappent en grande partie à leurs prédateurs éventuels les plus actifs : les grands poissons planctonophages semblent détecter visuellement leurs proies, de sorte qu'ils ne chassent ni en profondeur, ni pendant la nuit. Ainsi, de nombreuses espèces n'ont à supporter que la prédation beaucoup plus légère des poissons méso-et bathypélagiques.

Les études en cours au laboratoire de Nouméa, ainsi que les autres recherches portant sur l'alimentation des Thonidés, indiquent que, sauf chez les bonites (Euthynnus (Katsuwonus) pelamis ou Skipjack), les Euphausiacés ne se rencontrent que très sporadiquement dans les estomacs. Or, d'autres organismes de morphologie et de taille très comparables, notamment les Amphipodes, s'y trouvent en quantité importantes. Il semble que, là encore, cela soit dû au fait que les thons se nourrissent principalement dans les eaux subsuperficielles (0-400 m) aux heures diurnes pendant lesquelles les Euphausiacés les ont désertées. On démontrera de même, au cours du chapitre suivant, que

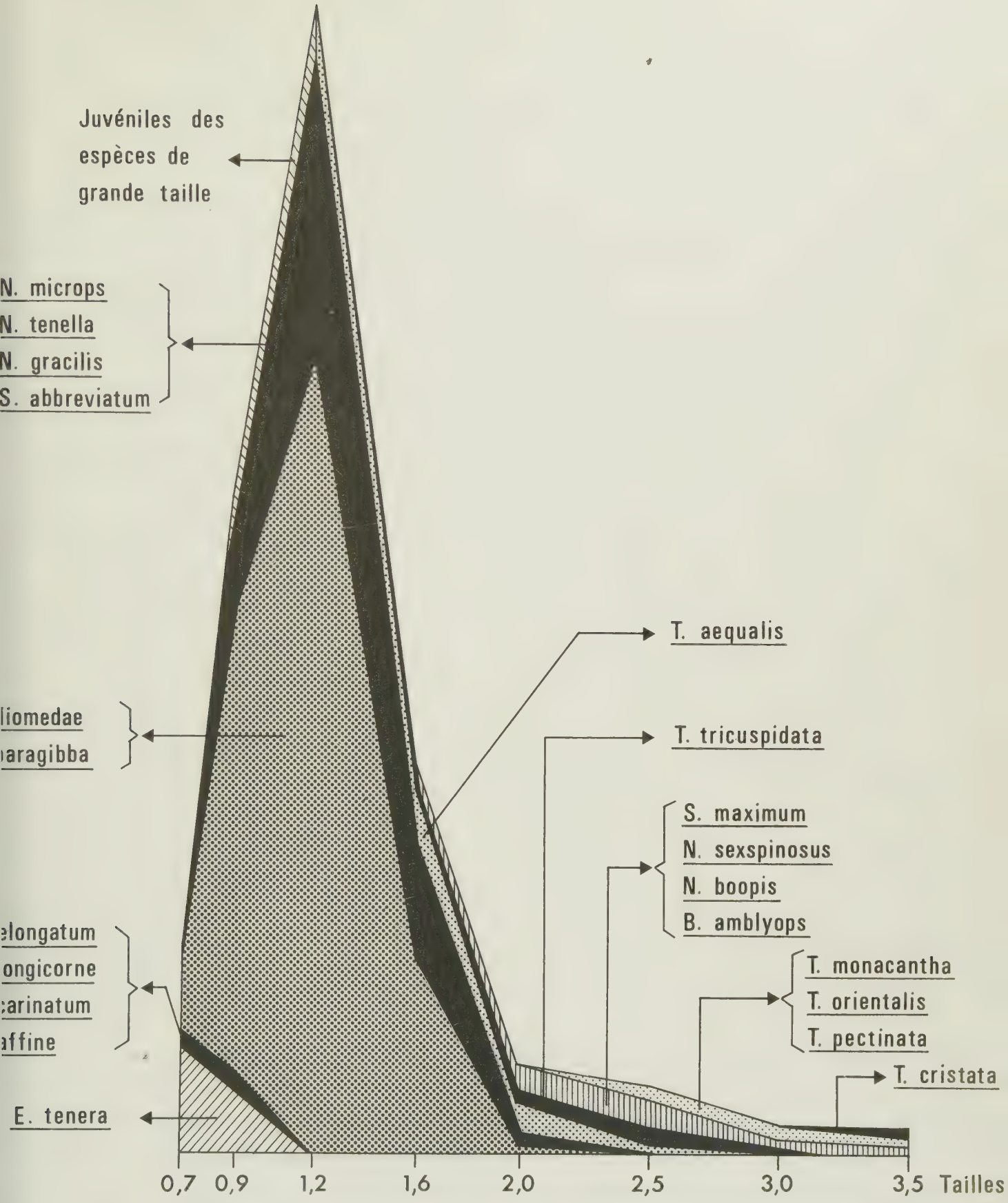


Fig. 80 - Importances relatives des espèces en biomasse, dans les différents groupes de tailles.

TABLEAU 67. Importance des espèces dans les différents groupes de tailles (% en biomasse).

	3.5	3.0	2.5	2.0	1.6	1.2	0.9	0.7
T. cristata	27,1	1,9	0,1	-	-	-	-	-
T. pectinata	17,8	8,2	3,4	2,5	0,5	0,1	-	-
N. sexspinosus	4,2	1,9	0,1	-	-	-	-	-
T. orientalis	14,4	15,8	7,8	2,8	1,0	0,2	0,1	-
T. monacantha	20,3	24,7	5,9	2,8	0,8	0,2	0,1	-
S. maximum	10,2	17,7	11,2	6,2	1,0	0,2	0,1	-
B. amblyops	3,4	6,3	2,5	1,4	0,5	0,1	0,1	-
N. boopis	1,7	7,6	12,7	9,9	2,8	0,8	0,3	0,1
T. tricuspidata	0,8	15,2	42,9	25,4	3,3	0,5	0,3	0,3
T. aequalis	-	0,6	9,0	25,2	9,9	1,8	0,7	0,1
N. microps	-	-	2,5	13,8	9,1	4,5	7,7	3,9
S. abbreviatum	-	-	0,1	2,1	3,6	1,8	0,9	0,6
N. tenella	-	-	0,1	3,0	14,6	13,0	6,1	1,1
E. paragibba	-	-	-	-	3,3	7,3	2,3	1,1
N. gracilis	-	-	-	-	1,4	7,0	5,3	-
E. diomedae	-	-	0,1	4,4	47,8	61,7	63,6	31,1
S. elongatum	-	-	-	-	-	0,2	1,1	0,1
S. longicorne	-	-	-	-	0,2	0,5	1,5	1,1
S. carinatum	-	-	-	-	-	-	0,5	2,2
S. affine	-	-	-	-	-	-	1,1	5,5
E. tenera	-	-	-	-	-	-	8,3	52,8

les espèces migratrices, situées de jour en dessous de 300-400 m, échappent aux prédateurs épipélagiques qui sont à leur tour consommés par les thons. Vis-à-vis de ces circuits trophiques, les Euphausiacés joueront par conséquent un rôle fondamentalement dépendant de leur répartition verticale diurne.

De nuit, en se reportant aux distributions verticales définies précédemment (cf. ch. IV), on peut estimer, pour chaque couche bathymétrique, les espèces et la biomasse d'Euphausiacés disponibles (cf. tableau 68). On constate que 75% de la biomasse se trouve concentrée dans la couche 0-160 m; 23% se répartissent entre 160 et 300 m; au-delà de 300 m, 2,7% seulement de la

TABLEAU 68. Distributions verticales nocturnes des biomasses en fonction de la profondeur (en mg par 1 000 m^3).

	% présents	3.5	3.0	2.5	2.0	1.6	1.2	0.9	0.7	TOTAL	%
E. diomedae	100%	–	–	–	19	914	3 504	2 086	320	6 843	71,0%
E. paragibba	100%	–	–	–	–	63	416	74	11	564	5,8%
E. tenera	100%	–	–	–	–	–	–	271	543	814	8,4%
T. tricuspidata	100%	1	24	138	110	63	29	11	3	379	3,9%
T. aequalis	100%	–	1	29	109	190	100	23	1	453	4,7%
S. carinatum	100%	–	–	–	–	–	–	17	23	40	0,4%
S. affine	70%	–	–	–	–	–	–	26	40	66	0,7%
N. microps	40%	–	–	3	24	70	102	102	16	317	3,3%
T. monacantha	25%	6	10	5	3	4	3	–	–	31	0,3%
T. pectinata	25%	5	3	3	3	2	1	–	–	17	0,2%
T. orientalis	25%	4	6	6	3	5	3	–	–	27	0,3%
S. abbreviatum	15%	–	–	–	1	10	15	4	1	31	0,3%
N. gracilis	10%	–	–	–	–	3	40	17	–	60	0,6%
TOTAL mg	–	16	44	184	272	1 324	4 213	2 631	958	9 642	
TOTAL %	–	0,2%	0,5%	1,9%	2,8%	13,7%	43,7%	27,3%	9,9%	–	75%
S. affine	30%	–	–	–	–	–	–	11	17	28	1,0%
N. microps	60%	–	–	5	36	105	154	153	24	477	16,3%
T. monacantha	75%	18	29	14	9	12	8	1	–	91	3,1%
T. pectinata	75%	16	10	8	8	8	4	–	–	54	1,8%
T. orientalis	75%	13	19	19	9	15	10	1	–	86	2,9%
S. abbreviatum	85%	–	–	1	8	59	88	25	5	186	6,3%
N. gracilis	90%	–	–	–	1	24	360	157	–	542	18,5%
S. longicorne	100%	–	–	–	–	3	29	49	11	92	3,1%
S. maximum	100%	12	28	30	27	19	10	3	–	135	4,6%
N. tenella	100%	–	–	1	13	280	736	200	11	1 241	42,3%
TOTAL mg		59	86	84	111	525	1 399	600	68	2 932	
TOTAL %		2,0%	2,9%	2,9%	3,8%	17,9%	47,7%	20,5%	2,3%	–	23%
S. elongatum	100%	–	–	–	–	–	13	37	1	51	14,7%
T. cristata	100%	32	3	4	1	–	–	–	–	40	11,5%
N. boopis	100%	2	12	41	43	53	48	11	1	211	60,8%
B. amblyops	100%	4	10	8	6	10	5	2	–	45	13,0%
TOTAL mg		38	25	53	50	63	66	50	2	347	
TOTAL %		11,0%	7,2%	15,3%	14,4%	18,2%	19,0%	14,4%	0,6%	–	2,7%

biomasse des Euphausiacés demeure dans ce biotope profond pendant la période nocturne (notons que ces estimations, établies en partie d'après les récoltes des croisières "Cyclone" dans le Pacifique équatorial ouest, ne diffèrent que légèrement de celles fournies au ch. IV, fondées sur du matériel récolté au filet Larval Net dans le Pacifique équatorial central : nous avions alors trouvé 75%, 19% et 6% respectivement pour ces trois couches).

On observe de plus que les espèces dominantes, ainsi que les tailles modales, diffèrent selon la profondeur : alors que le genre Euphausia représente 85,2% de la biomasse d'Euphausiacés entre 0 et 160 m de nuit (E. diomedae, E. tenera, E. paragibba), c'est le genre Nematoscelis (N. tenella, N. gracilis, N. microps) qui constitue 77,1% de cette biomasse dans la couche 160-300 m; en tailles, la figure 81 schématise la gamme disponible pour les prédateurs dans ces trois zones bathymétriques. On pourra rapprocher cette représentation de celle proposée au chapitre IV (fig. 46.B), établie d'après le matériel du Pacifique équatorial central, pour lequel les tailles inférieures au groupe 1,2 n'avaient pu être retenues (d'où l'absence des espèces de très petite taille, telle que E. tenera par exemple).

3.3. Caractéristiques de distribution

Bien que sans doute moins essentiel que les deux précédents facteurs, le mode de distribution des espèces influe sensiblement sur leurs possibilités d'utilisation par les prédateurs : les espèces formant des essaims (E. diomedae, T. tricuspidata, S. abbreviatum, et sans doute E. eximia et E. fallax) offrent aux organismes qui s'en nourrissent des concentrations d'individus favorisant une prédation rapide et massive. Pour en revenir au cas typique de l'Antarctique, les auteurs ont souvent souligné que seul le groupement de E. superba en essaims énormes permet à des organismes tels que les baleines de se procurer des quantités suffisantes de nourriture; de même, seul ce comportement permet d'envisager la récolte directe par l'homme dans des conditions économiquement rentables.

Ainsi, la dispersion des individus se présente comme un facteur de diminution de la prédation qu'ils supportent, mais elle minimise par là même le rôle joué par l'espèce dans l'économie de son biotope.

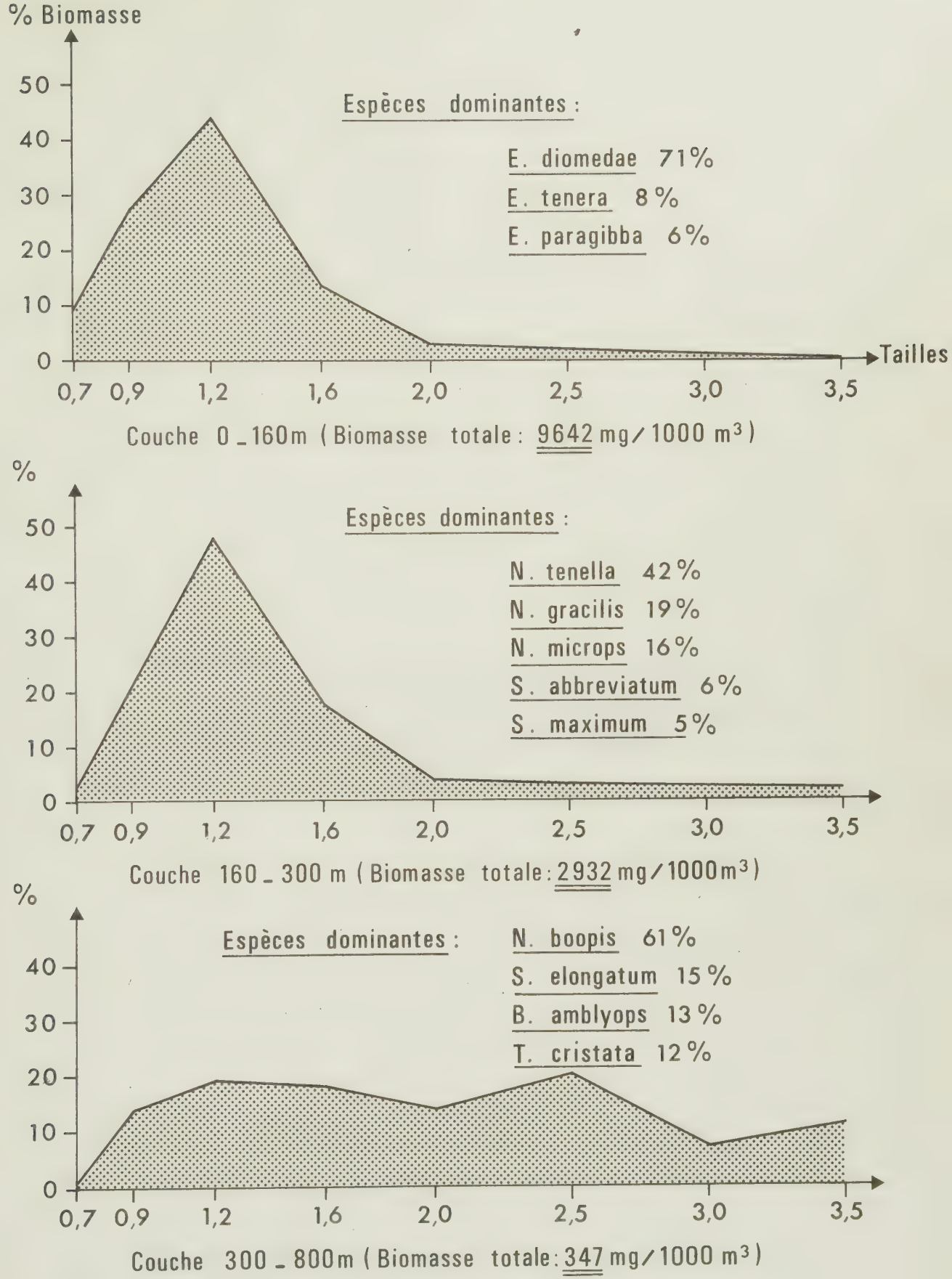


Fig. 81 - Répartition nocturne en tailles de la biomasse des Euphausiacés, en fonction de la profondeur (en % de la biomasse par couche)

(II) Leurs principaux prédateurs dans le Pacifique équatorial et sud tropical et le rôle qu'ils assument dans l'économie de ces régions.

Nous allons tenter, dans ce dernier chapitre, de déterminer le rôle tenu par les Euphausiacés dans l'économie du Pacifique équatorial et tropical, c'est-à-dire de définir qualitativement et quantitativement la part qui leur revient dans les chaînes alimentaires pélagiques de ces régions.

On imagine aisément les difficultés d'une telle recherche : les espèces marines susceptibles de consommer des Euphausiacés se comptent par centaines, peut-être par milliers, et la définition, même sommaire, de leur comportement nutritionnel supposerait pour chacune d'elles l'examen de plusieurs dizaines de contenus stomacaux. Par ailleurs, ces prédateurs se répartissent sur une très vaste échelle d'organismes, depuis les petits planctontes tels que les Chaetognathes (MARSHALL 1954) jusqu'aux grandes espèces pélagiques telles que les Bonites ("Skipjack") Euthynnus (Katsuwonus) pelamis. Aussi est-il très difficile de couvrir un tel domaine dans sa totalité. Le matériel dont nous disposons se révèle satisfaisant aux deux extrêmités de la gamme de leurs utilisateurs possibles : d'une part pour le macroplancton-micronecton, d'autre part pour les thons et bonites. Par contre, un hiatus existe dans nos données, concernant la faune intermédiaire des céphalopodes et poissons de 10 à 50cm, dont certains seraient vraisemblablement collectés par des chaluts pélagiques de plus grande taille que l'IKMT 10, et parmi lesquels on peut s'attendre, par analogie avec la situation décrite dans la littérature pour les mers tempérées, à trouver une proportion élevée de prédateurs d'Euphausiacés.

Quoi qu'il en soit, nous pouvons aborder ici l'étude de l'importance des Euphausiacés vis-à-vis de deux fractions essentielles des chaînes alimentaires du Pacifique équatorial et tropical : le micronecton d'une part, les thonidés d'autre part, en étendant notre recherche sur ce dernier point à l'alimentation des poissons dont se nourrissent les thons.

1. Revue de la littérature concernant les prédateurs des Euphausiacés

A l'image du sujet traité, les données de la littérature dans ce domaine sont à la fois très vastes et très dispersées; dans la plupart des cas, les Euphausiacés ne sont mentionnés qu'à l'occasion de l'étude d'un de leurs prédateurs, de sorte qu'une estimation globale de leur rôle ne peut être atteinte que par le rassemblement d'un grand nombre d'indications éparses et fragmentaires. Nous ne reparlerons pas de leur importance pour les baleines,

phoques, pingouins ou oiseaux des mers froides, ni des perspectives qu'offre leur exploitation directe par l'homme : nous avons déjà évoqué brièvement ces questions, qui ne concernent pas les régions étudiées ici.

1.1./ Le zooplancton comprend quelques prédateurs des Euphausiacés; compte tenu de leur taille généralement réduite, on peut cependant penser que cette prédation demeure occasionnelle. MARSHALL (1954) et FRASER (1962) signalent la consommation d'Euphausiacés par les Siphonophores, Cténophores et Chaetognathes; BIERI (1961) constate que leurs oeufs et larves constituent 12% de la nourriture des Vélelles.

1.2./ Pour le micronecton, l'importance des Euphausiacés comme source de nourriture s'accroît considérablement. On peut distinguer trois grandes catégories parmi leurs prédateurs :

- les grands crustacés décapodes, Sergestides et Carides, dont quelques uns (Pandalus jordani, Pasiphaea pacifica, Sergestes similis) sembleraient, au moins dans certaines régions, faire des Euphausiacés l'une de leurs proies essentielles (RENFRO et PEARCY 1966; PEARCY 1970).

- les poissons micronectoniques (2-10 cm), dont l'action prédatrice est considérable en raison de leur abondance. PAXTON (1967), examinant 204 contenus stomacaux de Myctophidés, conclut que les Euphausiacés constituent 72% des organismes ingérés; COLLARD (1970) observe que, sur 1 087 poissons mésopélagiques appartenant à 42 espèces différentes, les Euphausiacés figurent dans 62% des estomacs, dont 20% pour lesquels ils représentent le seul élément; MARSHALL (1954) signale aussi leur rôle dans la nourriture de l'ichtyofaune micronectonique, tandis que BEEBE (1935) et BEEBE et CRANE (1936) les considèrent comme l'une des proies les plus usuelles des Apodes profonds. Enfin, de nombreux auteurs soulignent leur position privilégiée dans la nutrition des poissons micronectoniques que consomment les thons, jouant ainsi vis-à-vis de ces derniers un rôle indirect notable (LEGENDRE 1940; DRAGOVITCH 1970; ALONCLE et DELAPORTE 1970).

- les céphalopodes constituent dans une certaine mesure une énigme; participant pour une part importante aux chaînes alimentaires pélagiques (ils s'avèrent être une fraction essentielle de la nourriture des thons), leur agilité leur permet d'échapper presque en totalité à nos moyens de récolte. De plus, le broyage très fin qu'ils font subir à leurs proies au moment de l'ingestion conduit à un contenu stomacal très pauvre en débris reconnaissables. Toutefois, il semble que les crustacés, parmi lesquels

pourraient figurer les Euphausiacés, soient un de leurs aliments habituels, au moins chez les individus d'une certaine taille (MARSHALL 1954; AKIMUSHKIN 1963; VOSS 1967). D'autres auteurs considèrent même les Euphausiacés comme la ressource nutritive principale de plusieurs espèces (SQUIRES 1957; FIELDS 1965; MURATA et ARAYA 1970).

1.3./ Le necton, auquel il faudrait rattacher une partie des céphalopodes dont nous venons de parler, comprend en particulier tous les poissons d'intérêt commercial exploités en mers tempérées et froides; mesurant dans la plupart des cas entre 20 et 50cm de longueur, beaucoup d'entre eux s'avèrent être des prédateurs des Euphausiacés dont ils font une de leurs proies favorites : gadidés (RAITT 1968 a et b; ALTON et NELSON 1970; DAVIES 1949; KOHLER et FITZGERALD 1969; MICHEYEV 1967; SIDORENKO 1963; ZELICKMAN 1960); clupeidés (BERNER 1959; FROST 1932; HAND et BERNER 1959; HARDY 1924; HICKLING 1925; KOHLER et FITZGERALD 1969; LEBOUR 1924; LEWIS 1929; OGILVIE 1934; RUDAKOVA 1959; SCOTT 1924; ZELICKMAN 1960); scombridés (KRAMER 1969; LEBOUR 1924); triglidés (HOLT et TATTERSALL 1905; TABERLY 1949); carangidés (Mc GREGOR 1966; NEPGEN 1957; REUBEN 1968); gempylidés (BLACKBURN 1957; MEHL 1969); le saumon est considéré comme largement dépendant des Euphausiacés (BAKKALA 1970; ALLEN et ARON 1957; MANZER 1969; UENO 1968), ainsi que bien d'autres poissons (MAJOR et SHIPPEN 1970; DAVIES 1949; MICHEYEV 1967; SHEARD 1953 etc...) de sorte que LACROIX (1961) a pu dire que ... "nos principaux poissons commerciaux... dépendent, à un moment ou à un autre, de l'abondance des Euphausiacés".

Enfin, les Euphausiacés occupent une place non négligeable dans la chaîne alimentaire menant aux Thonidés, principale ressource pélagique actuelle du Pacifique intertropical. En effet, bien que représentant une proie très secondaire pour le Yellowfin Thunnus (Neothunnus) albacares, aussi bien que pour le Germon Thunnus (Germo) alalunga ou le Bigeye Thunnus (Parathunnus) obesus, ils constituent, comme nous le verrons plus loin, une source nutritive notable pour les poissons dont se nourrissent ces grands prédateurs (DRAGOVITCH 1970; ALONCLE et DELAPORTE 1970; HIYAMA et YASUDA 1957; IVERSEN 1962; KING et IKEHARA 1956; LEGENDRE 1940; McHUGH 1952; REINTJES et KING 1953; ROSSIGNOL 1968); de plus, certains autres thonidés, tels que le Bluefin Thunnus maccoyii (SHEARD 1953), et surtout le Skipjack (bonite à ventre rayé) Euthynnus (Katsuwonus) pelamis (ALVERSON 1963; WILLIAMSON 1970) consomment directement de grandes quantités d'Euphausiacés.

Ainsi que nous l'avons signalé au début de ce chapitre, nos données nous permettent de préciser la position des Euphausiacés dans les chaînes alimentaires du micronecton d'une part, et des thonidés d'autre part.

2. Les prédateurs du micronecton

2.1. Rappels sur le micronecton IKMT

Il est nécessaire de rappeler brièvement la composition des récoltes IKMT, puisque l'établissement d'un bilan nutritionnel suppose que l'on garde en mémoire l'importance respective des différentes catégories. Prenons par exemple une croisière de caractéristiques moyennes : au cours des 20 stations de la croisière "Cyclone" III, et après élimination des organismes gélatineux, la biomasse totale récoltée se répartit de la manière suivante :

- poissons et larves de poissons ..... 56 %
- gros crustacés (Carides, Sergestides, Pénéides, Amphipodes, Euphausiacés, Mysidacés)..... 30 %
- Autres groupes : ..... 14 %

Les Euphausiacés à eux seuls constituent le quart de la biomasse des "gros crustacés", soit environ 7,5% de la biomasse totale de la récolte. On voit que les poissons s'inscrivent de loin comme la catégorie la plus abondante, dont les représentants se trouvent être de surcroît les plus susceptibles, de par leur taille et leur agilité, d'exercer une prédation vis-à-vis des Euphausiacés; aussi, étudierons-nous tout particulièrement les rapports nutritionnels liant ces deux groupes, et ne dirons-nous que quelques mots des autres prédateurs possibles.

2.2. Prédateurs du micronecton autres que les poissons

Nous avons vu qu'il s'agissait principalement des céphalopodes d'une part, et des grands crustacés d'autre part.

En ce qui concerne les premiers, bien qu'aucune trace d'Euphausiacés n'ait été relevée dans leurs contenus stomacaux, le broyage très fin de la nourriture ne permet pas de conclure pour autant à leur absence; au cours de certaines sorties du "Coriolis", on a pu observer des céphalopodes chassant visiblement de petits essaims d'Euphausiacés rassemblés sous la lumière au cours de pêches au feu (RANCUREL, communication personnelle).

Les travaux de RENFRO et PEARCY (1966) et de PEARCY (1970) soulignent l'importance des Euphausiacés dans la nourriture de certains Carides et Sergestides. Nous avons donc effectué l'analyse du contenu stomacal de 60 individus (non compris ceux dont l'estomac était vide) des croisières "Bora" I, II et III. Dix d'entre eux seulement contenaient de petits fragments d'Euphausiacés, ne représentant qu'une faible fraction du contenu stomacal. On peut donc dire que nos données ne confirment pas le rôle accordé aux Euphausiacés par les auteurs précités, puisque leur part se révèle inférieure à 5% du total de la nourriture ingérée par les 60 individus examinés. Il est probable qu'il existe de grandes différences spécifiques et régionales dans la nutrition de ces organismes, que seule une étude plus spécialement axée sur ce sujet permettrait d'évaluer.

2.3. Les poissons du micronecton

2.3.1. Définition de l'ichtyofaune IKMT

Le tableau 69 indique quelle est la composition moyenne de l'ichtyofaune IKMT, d'après 282 stations effectuées dans le Pacifique équatorial.

On remarque immédiatement la dominance de deux familles, celles des Gonostomidae et des Myctophidae, qui fournissent 97,3% de l'effectif total; la seule autre famille de quelque importance est celle des Sternoptychidae. On note ensuite l'extraordinaire abondance du genre Cyclothone (61,8% du total), qui pose un problème d'interprétation. Les Cyclothone, en effet, se différencient des autres genres par des caractéristiques qui les placent un peu en marge du reste des poissons micronectoniques : non migrateurs, ils demeurent en permanence dans les couches profondes, au-delà de 400 mètres, ne participant pas à la montée nocturne qu'effectuent la plupart des autres espèces; de sorte que la part du genre dans les récoltes est directement fonction de la profondeur considérée : elle eut été presque nulle si nous avions établi le tableau 69 à partir de traits 0-300 mètres par exemple. De plus, ces poissons n'atteignent que des dimensions très réduites, limitant beaucoup la taille des proies auxquelles ils peuvent s'attaquer. Pour ces raisons, nous avons fait figurer dans le tableau 69, d'une part la composition de l'ensemble de l'ichtyofaune (1ère colonne), d'autre part les pourcentages obtenus après élimination du genre Cyclothone (2ème colonne). Il faut enfin remarquer qu'en raison de sa petite taille, Cyclothone ne représente en biomasse qu'une part moins importante de l'ichtyofaune, sans doute inférieure à 40%.

TABLEAU 69. L'ichtyofaune IKMT. % en nombres. Les pourcentages figurés entre parenthèses sont obtenus après élimination du genre Cyclothone.

FAMILLES, GENRES, ESPECES (*)			%	(%)
GONOSTOMIDAE				
Cyclothone			61,8	-
Vinciguerria			8,2	(21,3)
Gonostoma			0,7	(1,9)
Danaphos			1,0	(2,7)
MYCTOPHIDAE				
Lampanyctus			5,0	(13,5)
dont :				
	L. hubbsi	2,3% (6,0%)		
	L. niger	2,2% (5,9%)		
Diaphus			4,6	(12,1)
dont :				
	D. thermophilus	1,1% (3,0%)		
	D. regani	0,8% (2,2%)		
	D. lutkeni	0,7% (1,9%)		
	D. fulgens	0,7% (1,9%)		
	D. theta	0,3% (0,9%)		
	D. schmidti	0,3% (0,9%)		
	D. lucidus, D. splendidus	0,4% (1,1%)		
Notolychnus			3,9	(10,2)
Triphoturus			3,4	(9,0)
Lepidophanes			3,1	(8,1)
Symbolophorus			1,7	(4,6)
Ceratoscopelus			1,4	(3,6)
Hygophum			1,3	(3,3)
Myctophum			0,6	(1,6)
dont :				
	M. affine	0,3% (0,8%)		
	M. aspersum	0,2% (0,5%)		
Diogenichthys			0,6	(1,6)
STERNOPTYCHIDAE				
Sternoptyx			1,7	(4,6)
CHAULIODIDAE				
Chauliodus			0,3	(0,8)
BREGMACEROTIDAE				
Bregmaceros			0,3	(0,8)
NEMICHTHYIDAE				
Nemichthys, Serrivomer, Avocettina			0,2	(0,5)
D I V E R S :			0,1	(0,2)

(*) identifications dues à J. RIVATON, assistant au laboratoire, et à J.R. PAXTON, Curator of Fishes au Museum de Sydney.

La catégorie "Divers" se compose d'un grand nombre d'espèces apparaissant sporadiquement dans les récoltes sous forme d'individus d'une taille généralement très supérieure à la moyenne; selon toute vraisemblance, leur rareté dans les échantillons IKMT provient en partie du fait qu'ils échappent presque en totalité à cet engin, dont les collectes ne traduisent donc pas leur fréquence réelle. Pour cette raison, nous avons effectué un certain nombre d'observations sur ces espèces de grande taille (Melanostomiatidae, Evermannellidae, Malacosteidae, Stylophoridae, Astronesthidae, Paralepididae..) afin d'acquérir quelques données sur une faune qui eût été sans aucun doute régulièrement capturée par un filet de dimensions supérieures à celles de l'IKMT 10.

2.3.2. La nutrition des poissons micronectoniques

2.3.2.1. Remarques préliminaires

La reconnaissance des constituants d'un contenu stomacal (C.S.) se révèle souvent ardue, de sorte que la fiabilité des déterminations spécifiques des Euphausiacés ingérés ne pourra prétendre être très élevée; nous considérons que 20% environ des identifications spécifiques sont douteuses. Une trop bonne conservation d'un élément du contenu stomacal fait également naître un doute de nature différente : on peut penser qu'il a été ingéré "artificiellement" pendant le séjour de l'animal dans le filet.

Enfin, il faut remarquer que l'extrême variabilité des contenus stomacaux peut rendre l'interprétation des données particulièrement délicate : ainsi, on peut examiner 30 estomacs de Vinciguerria nimbaria sans trouver un seul Euphausiacé, puis rencontrer une série de 10 poissons dont ils constituent l'unique nourriture. Dans ces conditions, il sera bien difficile d'évaluer le rôle joué en moyenne par les Euphausiacés dans la nourriture de Vinciguerria; l'obtention d'une estimation sûre supposerait le dépouillement d'un matériel énorme, pratiquement incompatible avec l'analyse systématique des autres espèces de l'ichtyofaune qui permet seule d'établir un bilan d'ensemble.

On doit cependant prendre la précaution de sélectionner pour chaque espèce des spécimens provenant de plusieurs récoltes différentes, de façon à ne pas généraliser à partir de données isolées.

2.3.2.2. Prédation des Euphausiacés par les poissons micronectoniques

Le tableau 70 résume l'ensemble des observations effectuées pour cette recherche. On voit que 1 923 contenus stomacaux de poissons micronectoniques ont été examinés; selon que l'on inclut ou non le genre Cyclothone, le pourcentage de l'ichtyofaune IKMT dont la nutrition a été étudiée s'élève à 95,9 ou 90,3%. Pour chacune des espèces quantitativement importantes, le nombre de contenus stomacaux analysés est supérieur à 60. On peut donc estimer avoir les éléments nécessaires pour établir un premier bilan.

A partir du tableau 70, en faisant la somme des produits des colonnes (3) et (6) ou (4) et (6) on obtient une estimation de ce que représentent les Euphausiacés dans la nourriture des poissons micronectoniques : si on considère tous les poissons IKMT y compris Cyclothone, ils s'inscrivent pour 8% environ en volume de toute la nourriture de l'ichtyofaune ; si on élimine le genre Cyclothone, cette contribution s'élève à 21%, traduisant la part qu'ils assument en moyenne vis-à-vis des genres Vinciguerria, Gonostoma, Triphoturus, Lepidophanes, Lampanyctus, Diaphus, Symbolophorus, Sternoptyx et Bregmaceros. De plus, on a procédé pour 6 espèces de poissons à la pesée des différents types de proies; cette opération a mis en évidence le fait que, en poids, les Euphausiacés représentent une fraction nettement plus importante de la nourriture totale qu'il n'apparaît par l'estimation des volumes (cf. § 2.3.2.4).

Ainsi, les Euphausiacés constituent à eux seuls près du dixième, en volume, des ressources de l'ichtyofaune micronectonique, et pour bien des genres principaux leur part s'élève au quart ou au cinquième de la nourriture totale ingérée, plus encore si l'on considère les poids.

L'analyse au niveau des espèces fait apparaître plusieurs catégories en fonction de l'importance des Euphausiacés dans leur nutrition :

- Cyclothone sp., Notolychnus valdiviae et Chauliodus sloanei n'en consomment pratiquement pas : les deux premiers en raison d'une taille modeste qui les destine à la copépodophagie, le dernier au contraire, de grande taille, se révélant essentiellement ichtyophage.

TABLEAU 70. Les Euphausiacés dans la nourriture des poissons micronectoniques

Poissons	Nb. de CS examinés (1)	Longueur moyenne (mm) (2)	Importance (% en nb.) (3)	(4)	Les Euphausiacés dans leur nourriture occurrence (5)	importance (6)
clothone sp.	149	30	61,8	-	E	E
acigueria nimbaria (13)	113	34	8,2	21,3	0 à 80% (7)	20%
ostoma rhodadenia	121	81	0,7	1,9	48%	20%
photurus microchir	75	32	3,4	9,0	48%	45%
oidophanes photothorax	63	34	3,1	8,1	8%	5%
panyctus hubbsi	75	35	2,3	6,0	73%	60%
" niger	88	47	2,2	5,9	47%	25%
" festivus (8)	15	87	0,4	1,1	64%	50%
aphus thermophilus	62	37	1,1	3,0	42%	25%
" regani	73	55	0,8	2,2	41%	15%
" lutkeni	71	32	0,7	1,9	31%	20%
" fulgens	76	39	0,7	1,9	14%	5%
" theta (8)	12	51	0,3	0,9	50%	20%
" malayanus (8)	30	64	0,7	1,9	74%	35%
" elucens (8)						
" lucidus (9)						
" splendidus (9)						
olychnus valdiviae	71	19	3,9	10,2	5%	E
bolophorus evermanni (13)	100	32	1,7	4,6	61%	50%
atoscopelus warmingi	89	26	1,4	3,6	11%	5%
ernoptyx diaphana (13)	461	16	1,7	4,5	5 à 80% (7)	25%
auliodus sloanei (10)	7	120	0,3	0,9	0	0
egmaceros	23	67	0,3	0,7	78%	75%
nichthys (8)	5	262	0,2	0,5		
rrivomer (10)						
cettina						
anostomias (8)	12	117			(11)	
tomias						
otostomias						
gellostomias						
tonectes (10)						
iostoma						
amphaes (3)	7	52				
rmannella (8)	7	76				
acosteus (8) (10)	12	100				
lophorus (8)	5	194				
ronesthes (8)	3	156				
alepis (8)	14	120			(12)	
roparalepis						
lybus (8)	56	42				
raclis	15	51				
actes	13	30				
TOTAL	1 923	-	95,9	90,3	-	-

TABLEAU 70 (fin)

(1) non compris les estomacs vides.

(2) valeur indicative, sa signification varie selon la morphologie du poisson : un Cyclothone de 30mm ne peut capturer que des proies plus petites qu'un Sternoptyx de 16mm.

(3) pour l'ensemble de l'ichtyofaune.

(4) après élimination du genre Cyclothone.
(Les colonnes (3) et (4) proviennent du tableau 69).

(5) pourcentage d'estomacs contenant des Euphausiacés, parmi les estomacs non vides.

(6) estimation globale de l'importance des Euphausiacés dans la nutrition du poisson (% en volume de la nourriture totale) = produit de l'occurrence par le % moyen constitué par les Euphausiacés dans les estomacs où ils sont présents. Cette estimation est inférieure à celle obtenue en considérant les poids.

(7) très variable suivant la taille des poissons considérés.

(8) gros individus seulement.

(9) espèces voisines dont la systématique est en cours de révision.

(10) pourcentages très élevés d'estomacs vides (60 à 85%).

(11) poissons de grande taille échappant presque entièrement au IKMT; donnent une idée de la faune qui serait capturée par des engins de plus grandes dimensions. Compte tenu du faible nombre d'estomacs disponibles pour l'examen, aucune généralisation n'est possible; voir texte pour discussion.

(12) les quelques spécimens capturés au IKMT ont été analysés avec ceux provenant des estomacs de thonidés et Alepisaurus (cf. § 3.1.3)

(13) ces trois espèces étant consommées par les thonidés, on a ajouté au matériel IKMT les spécimens trouvés dans les estomacs desthons.

- pour Lepidophanes photothorax, Diaphus fulgens et Ceratoscopelus warmingi, les Euphausiacés ne représentent qu'une ressource occasionnelle : environ 5% en volume du matériel ingéré.
- chez Vinciguerria nimbaria (individus âgés), Gonostoma rhodadenia, Lampanyctus niger, Diaphus thermophilus, Diaphus regani, Diaphus lutkeni, Diaphus theta, Sternoptyx diaphana, ils se placent parmi les proies essentielles, et constituent 15 à 25% en volume de la nourriture totale; à cette catégorie se rattachent vraisemblablement Diaphus malayanus, D. elucens, D. lucidus, D. splendidus, pour lesquels l'estimation de 35% est due au fait que seuls de gros spécimens ont été examinés. Nous verrons au paragraphe suivant, en étudiant la prédation des Euphausiacés par les diverses espèces, que ces évaluations ne sont de toutes manières qu'une approximation; en effet, dans la plupart des cas, la part des Euphausiacés dans la nourriture des poissons micronectoniques augmente avec la taille de ceux-ci; en particulier chez V. nimbaria et S. diaphana, les jeunes n'en consomment jamais ou presque, alors que les plus âgés en font leur proie favorite.
- enfin, pour Triphoturus microchir, Lampanyctus hubbsi, Lampanyctus festivus (gros spécimens seulement), Symbolophorus evermanni et Bregmaceros sp., les Euphausiacés représentent la moitié au moins du volume total du matériel ingéré.

Il est maintenant nécessaire d'analyser en détail les rapports prédateurs-proies établis entre les diverses espèces, afin d'en déterminer les caractéristiques.

2.3.2.3. Relations prédateurs-proies entre les principales espèces de l'ichtyofaune micronectonique et les Euphausiacés

Pour chaque espèce de poisson considérée, nous examinerons, lorsque le rôle des Euphausiacés dans leur nourriture le permettra : leur occurrence en fonction de la taille du prédateur, leur importance quantitative globale pour l'espèce, les tailles des Euphausiacés consommés par les différentes classes de tailles des poissons, les espèces capturées, et enfin l'existence éventuelle de variations nycthémérales de la prédation (occurrence et distribution spécifique des proies).

Cette démarche analytique nous paraît indispensable à la mise en évidence des caractères généraux des relations prédateurs-proies; toutefois,

en raison des longueurs qu'elle implique, nous la limiterons aux espèces qui se révèlent des prédateurs importants des Euphausiacés, les autres n'étant étudiées que plus sommairement.

* Vinciguerria nimbaria : on a analysé dans un premier temps 39 contenus stomacaux (C.S) provenant de gros Vinciguerria (longueur moyenne 37mm) trouvés dans les estomacs des thons; 80% d'entre eux contenaient des Euphausiacés. Puis, une autre série d'observations fut réalisée sur 52 poissons plus petits (L.m. 30mm) capturés au IKMT; un seul d'entre eux en avait consommé. On émit donc l'hypothèse que la fréquence d'ingestion des Euphausiacés est proportionnelle à la taille du prédateur considéré. Pour vérifier ce point, on a sélectionné 22 poissons collectés au IKMT, choisis parmi les plus gros des récoltes (L.m. 38mm): les Vinciguerria de 5 stations sur 8 avaient capturé des Euphausiacés. Au total, on dispose donc de 113 contenus stomacaux pour cette espèce, répartis sur une large gamme de tailles.

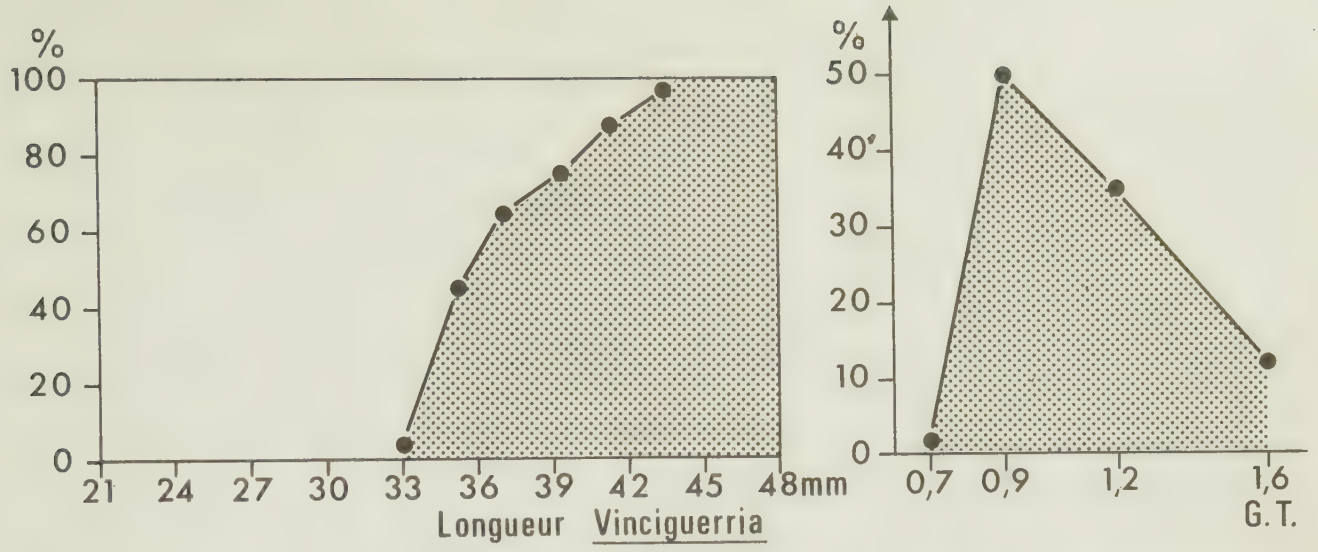
L'occurrence moyenne des Euphausiacés pour l'ensemble des 113 estomacs s'élève à 43%. En fait, on observe une corrélation très nette avec la taille du prédateur :

occurrence des Euphausiacés chez les Vinciguerria de moins de 32mm : 3%
" " " " " " " " de 32mm à 38mm: 47%
" " " " " " " plus de 38mm : 81%

La figure 82 A illustre cette relation. Il semble donc y avoir un changement de régime assez net du poisson vers 35mm environ. Quantitativement, il est assez difficile d'évaluer la part globale des Euphausiacés chez V. nimbaria : nulle chez les plus petits individus, elle atteint environ 50% chez ceux de plus de 38mm. Ainsi, cette espèce considérée d'ordinaire comme copépodophage, fait en réalité largement appel aux Euphausiacés, surtout chez les individus les plus âgés, qui sont la proie des thons. Tous les spécimens consomment en plus des Amphipodes, Chaetognathes, et divers crustacés.

En tailles, les Euphausiacés ingérés se répartissent entre les G.T. 0,9 et 1,2 principalement (fig. 82 B).

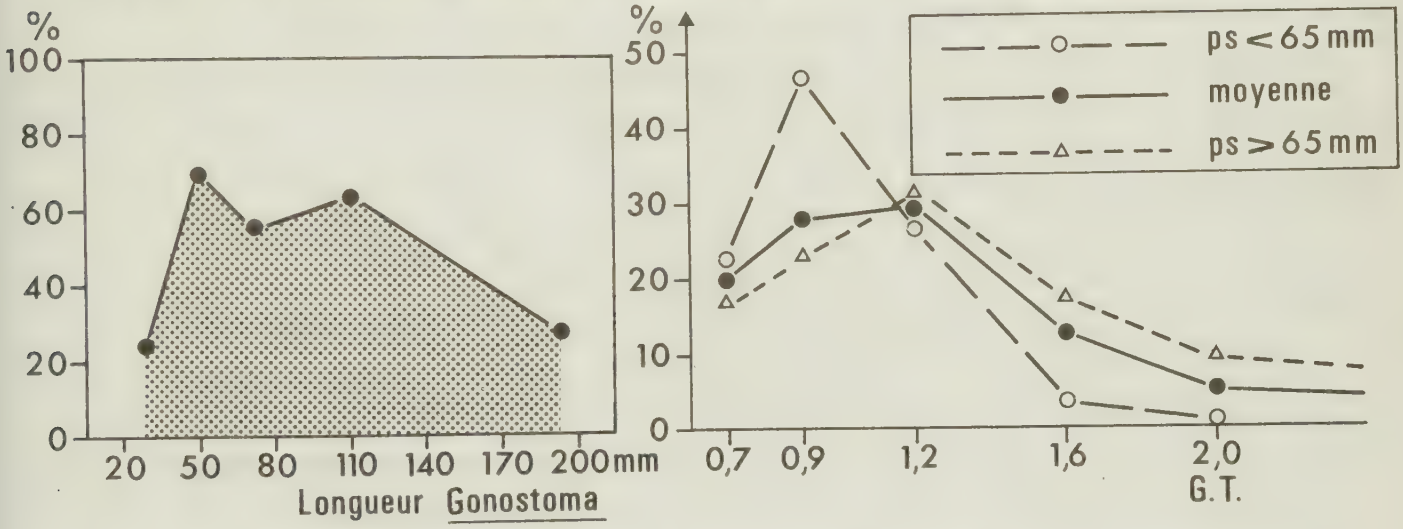
Bien que l'occurrence des Euphausiacés dans les estomacs de V. nimbaria soit très nettement liée à la taille de ceux-ci, comme nous venons de le montrer, la relation entre la longueur des poissons et la répartition en tailles des organismes qu'ils capturent, n'est pas rigoureuse. On obtient



A _ Occurrence des Euphausiacés en fonction de la taille.

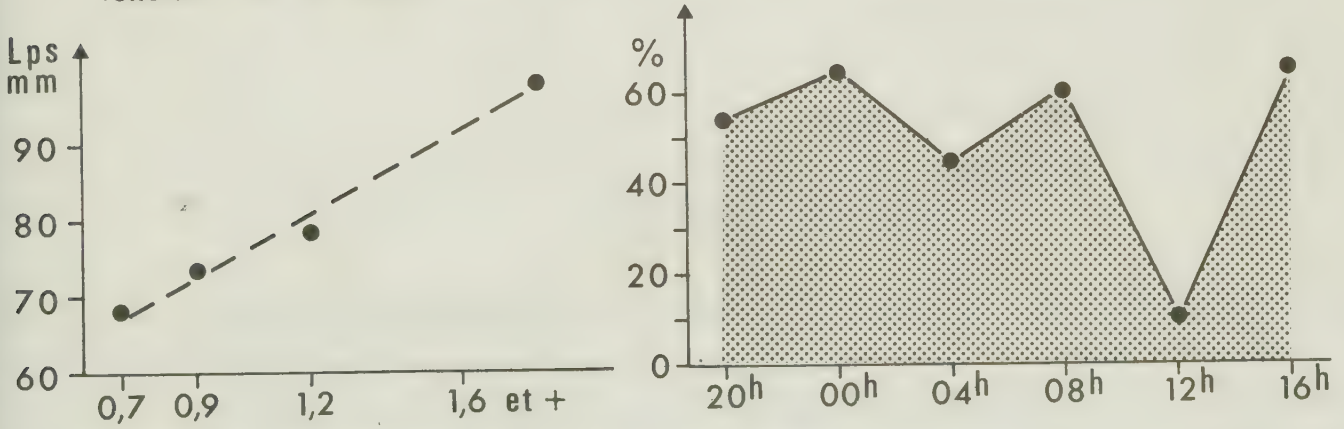
B _ Tailles des Euphausiacés consommés.

Fig. 82 _ Les Euphausiacés dans la nourriture de Vinciguerria nimbaria.



A _ Occurrence des Euphausiacés en fonction de la taille.

B _ Tailles des Euphausiacés consommés.



C _ Relation des tailles prédateurs - proies.

D _ Variations horaires de l'occurrence des Euphausiacés dans les estomacs.

Fig. 83 _ Les Euphausiacés dans la nourriture de Gonostoma rhodadenia.

en effet les valeurs suivantes :

Longueur poissons \ G.T. Euphausiacés	0,7	0,9	1,2	1,6
<36 mm	3 %	58 %	26 %	13 %
36 - 40 mm	2 %	51 %	41 %	6 %
>40 mm	0	43 %	24 %	33 %

On observe donc seulement une tendance à un accroissement parallèle des poissons et de leurs proies.

Les espèces d'Euphausiacés consommées apparaissent variables. En effet, tous les Vinciguerria provenant des estomacs de thons avaient capturé des Stylocheiron (26 S. longicorne et 14 S. abbreviatum). Au contraire, ceux des récoltes IKMT contenaient uniquement des Euphausia diomedae. Bien que les effectifs soient un peu faibles pour décider si cette différence est réelle ou accidentelle, on peut proposer l'explication suivante : les Vinciguerria issus des récoltes IKMT ont presque tous été collectés de nuit, à une heure où l'espèce se situe principalement entre 50 et 300 mètres (LEGAND, communication personnelle), couche également peuplée par E. diomedae. Au contraire, nous verrons au paragraphe 3.1. qu'on possède des indices sérieux permettant de penser que les thons de Longue Ligne ne mangent que de jour; dans ces conditions, on peut estimer que les Vinciguerria trouvés dans leurs estomacs, répartis entre 200 et 500m durant la période diurne, se nourrissaient à ce moment sur les Stylocheiron occupant la partie supérieure de ces mêmes couches. Ainsi, il n'est pas impossible que la prédation de V. nimbaria vis-à-vis des Euphausiacés s'exerce à la fois de nuit sur les espèces qui sont alors en surface (Euphausia), et, de jour, sur celles des couches intermédiaires (S. abbreviatum).

* Gonostoma rhodadenia : on a examiné 121 poissons provenant de 62 stations IKMT. L'occurrence moyenne des Euphausiacés dans les estomacs s'élève à 48%. Toutefois, on observe ici encore des différences sensibles selon les classes de tailles considérées (fig. 83 A) : alors que cette occurrence est de 70, 55 et 62% respectivement pour les Gonostoma de longueurs moyennes 50, 70 et 110mm, ces valeurs ne sont plus que de 24 et 27% pour les poissons de 30 et 190mm. Ainsi, il semble que les Euphausiacés soient surtout utilisés par les

individus de taille moyenne; chez les plus petits, les Copépodes prennent une part prépondérante, tandis que les plus gros tendent à devenir ichtyophages.

L'évaluation de l'importance des Euphausiacés dans la nourriture de Gonostoma est délicate, car le contenu stomacal est composé principalement de débris; toutefois, nous estimons qu'ils représentent environ 20% en volume de la nourriture de cette espèce.

La figure 83 B schématise la distribution en tailles des Euphausiacés consommés; de plus, la relation entre la taille du prédateur et celle des Euphausiacés qu'il capture est ici particulièrement nette (fig. 83 B).

Longueur poissons / G.T. Euphausiacés	0,7	0,9	1,2	1,6	2,0 et plus
< 48 mm	22 %	67 %	11 %	0	0
48 à 65 mm	23 %	27 %	41 %	9 %	0
65 à 82 mm	28 %	21 %	24 %	17 %	10 %
> 82 mm	9 %	26 %	30 %	17 %	17 %

Cette relation peut encore être mise en évidence en calculant la longueur moyenne des poissons dans l'estomac desquels on a trouvé des Euphausiacés des différents groupes de tailles; la figure 83 C exprime cette corrélation, extrêmement claire chez Gonostoma.

Les espèces d'Euphausiacés ingérés sont les suivantes :

Nematoscelis microps
" gracilis } - 45 %

Stylocheiron affine
" longicorne } - 24 %
" carinatum - 4 %

Euphausia diomedae
" tenera } - 22 %

Thysanopoda tricuspidata - 5 %

Toutefois, on observe des différences sensibles selon la taille des poissons considérés : alors que les plus petits capturent surtout des Stylocheiron, les plus gros se nourrissent principalement d'Euphausia, Thysanopoda et Nematoscelis; les nombres d'individus rencontrés dans les estomacs s'élèvent en effet à :

Euphausiacés \ Longueur poissons	<60 mm	60-80 mm	>80 mm
Stylocheiron	11	4	4
Euphausia	6	12	7
Thysanopoda			
Nematoscelis	5	11	12

L'étude des fluctuations dans le temps de l'activité nutritionnelle de Gonostoma au dépens des Euphausiacés fait apparaître un ralentissement très sensible en milieu de journée (fig. 83 D). De plus, tous les spécimens trouvés dans les estomacs de poissons pêchés entre 10h. et 14h. sont des Nematoscelis; aux autres heures au contraire, tous les genres sont présents. On notera enfin que la figure 83 D indique une reprise de la prédation dès la fin de l'après-midi (16h); un comportement analogue avait été noté au cours de l'étude de la nutrition des Euphausiacés.

* Triphoturus microchir : 75 estomacs non vides ont été examinés, provenant de 19 récoltes différentes. L'occurrence des Euphausiacés s'y élève à 48% en moyenne, sans qu'une relation évidente avec la taille du prédateur ait pu être mise en évidence :

Poissons de 26 à 28 mm : 50 %
" de 29 à 31 mm : 59 %
" de 32 à 34 mm : 38 %
" de plus de 35 mm : 56 %

On peut donc estimer que les Euphausiacés font régulièrement partie des proies des Triphoturus adultes, de 25 à 40mm; lorsqu'ils sont présents, ils constituent en général la presque totalité du contenu stomacal, de sorte qu'on peut chiffrer à environ 45% en volume (72% en poids) leur part dans la nourriture de cette espèce, qui chasse également des Copépodes et divers petits crustacés.

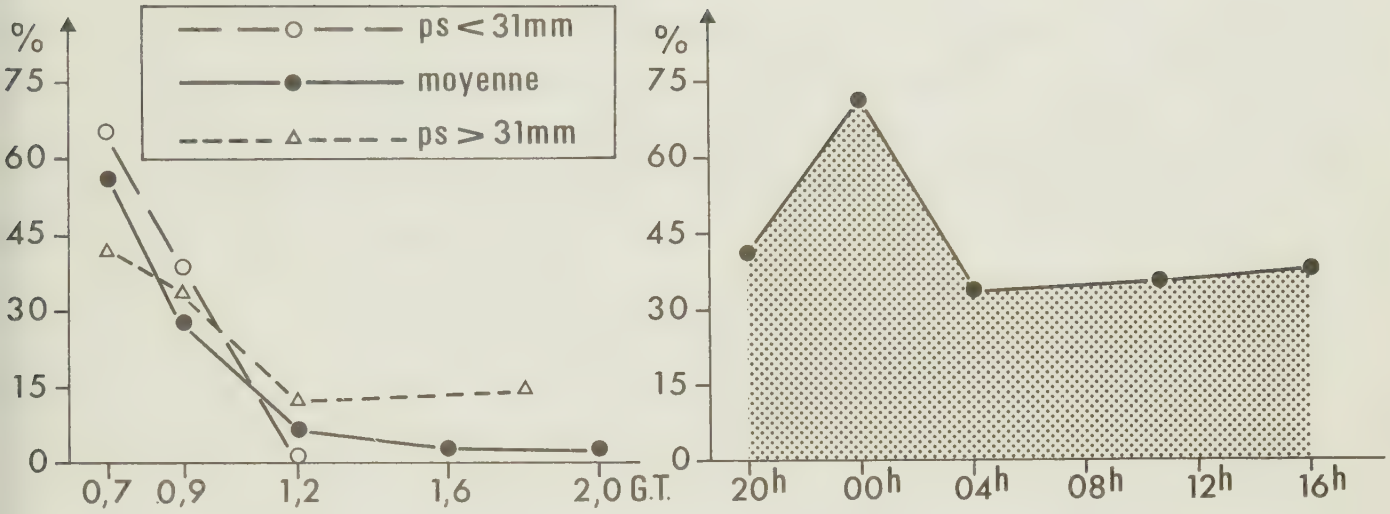
Les Euphausiacés ingérés appartiennent presque tous aux plus petits groupes de tailles (fig. 84 A); toutefois, contrairement à ce qui avait été relevé pour l'occurrence, la taille des poissons considérés influe sur celle des Euphausiacés consommés (fig. 84 A) :

Longueur poissons \ G.T. Euphausiacés	0,7	0,9	1,2	1,6 et plus
26-31 mm	64 %	36 %	0	0
32-34 mm	45 %	27 %	9 %	18 %
>35 mm	31 %	38 %	15 %	15 %

Les spécimens ingérés appartiennent pour 89% au genre Euphausia, partagé de manière sensiblement égale entre E. diomedae et E. tenera. La distribution verticale de T. microchir, 500-700 m de jour et 50-200 m de nuit (LEGAND, communication personnelle), aussi bien que la constance apparente de son activité prédatrice qui ne marque une recrudescence que vers 00h. (fig. 84 B), tendrait à montrer que cette espèce accompagne les Euphausiacés migrateurs (E. diomedae) sur lesquels elle se nourrit. La prédation plus intense notée en milieu de nuit pourrait correspondre au moment où les poissons rencontrent, dans les couches subsuperficielles, la plus grande densité des petites formes qu'ils sélectionnent (E. diomedae et E. tenera).

* Lampanyctus hubbsi : 75 estomacs non vides provenant de 16 stations différentes ont présenté une occurrence moyenne de 73% pour les Euphausiacés. En fonction de la taille des poissons, on remarque une croissance régulière de l'occurrence jusqu'à 40 mm, puis une stabilisation (fig. 85 A). Nous estimons que les Euphausiacés constituent environ 60% en volume (85% en poids) de toute la nourriture de L. hubbsi, qui consomme par ailleurs des Copépodes et autres petits crustacés.

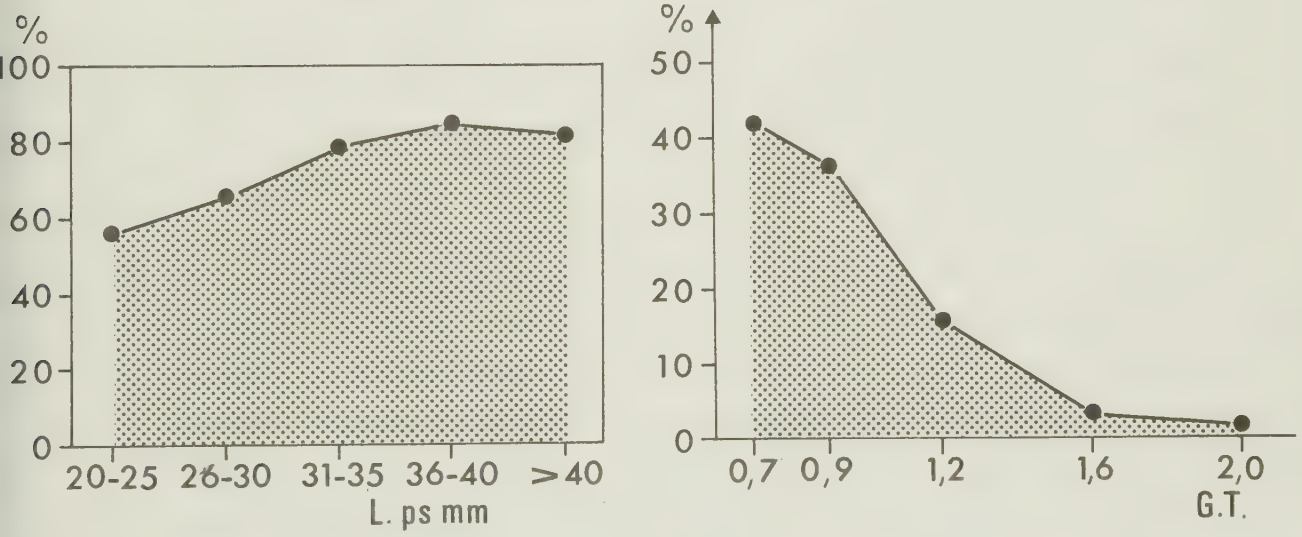
Les Euphausiacés ingérés se distribuent en tailles de la façon indiquée sur la figure 85 B; on n'observe pas de relation très nette entre la taille du prédateur et celle de ses proies; en fait, seuls les poissons de plus de 40mm capturent les spécimens du G.T. 1,6 ou davantage, mais toutes les classes de tailles de L. hubbsi consomment abondamment les plus petits individus (G.T. 0,7 et 0,9), de sorte que la taille moyenne des proies est à peu près constante.



A _ Tailles des Euphausiacés consommés.

B _ Variations horaires de l'occurrence des Euphausiacés dans les estomacs.

Fig. 84 _ Les Euphausiacés dans la nourriture de Triphoturus microchir.



A _ Occurrence des Euphausiacés en fonction de la taille.

B _ Tailles des Euphausiacés consommés.

Fig 85 _ Les Euphausiacés dans la nourriture de Lampanyctus hubbsi.

Le genre Euphausia représente 94% des Euphausiacés trouvés dans les estomacs (E. diomedae 49%; E. tenera 22%; Euphausia indéterminés, appartenant selon toute probabilité à l'une des deux espèces précédentes : 23 %).

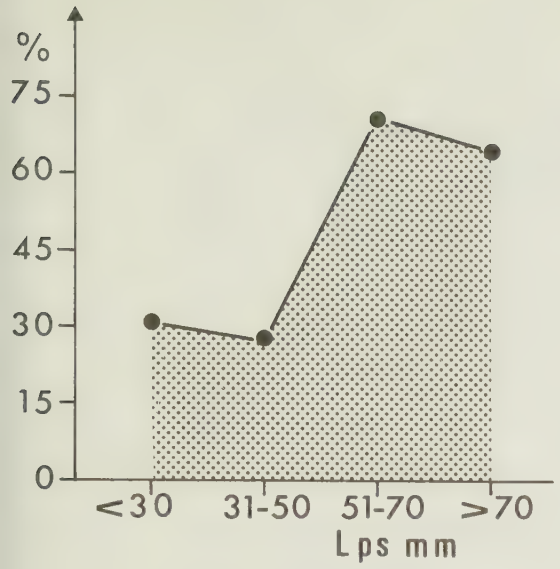
L'analyse des fluctuations horaires de l'occurrence des Euphausiacés dans les contenus stomacaux fait apparaître une très remarquable constance; malheureusement, on ne dispose d'aucune donnée pour la période 10h - 14h, de sorte qu'on ne peut établir l'existence d'un éventuel fléchissement en milieu de journée :

20 h : 70 %
00 h : 71 %
04 h : 69 %
08 h : 83 %
12 h : pas de données
16 h : 77 %

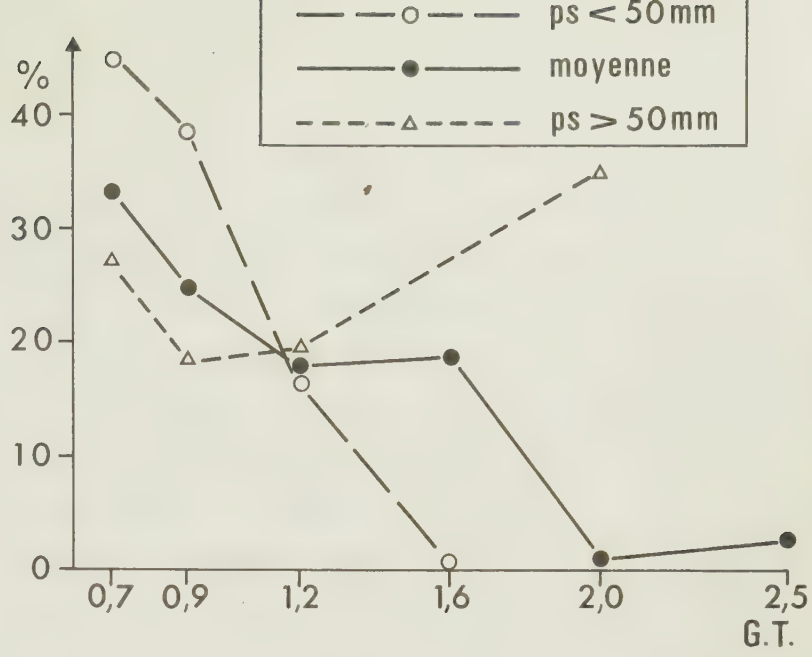
D'après LEGAND (communication personnelle) L. hubbsi se situe, de jour entre 600 et 800m, de nuit entre 50 et 300m; les espèces consommées (Euphausia), ainsi que la grande régularité de l'activité prédatrice, dépeignent un comportement nutritionnel très voisin de celui de T. microchir, du moins vis-à-vis des Euphausiacés. Comme pour cette dernière espèce, on peut suggérer que L. hubbsi suit les migrations nycthémérales de ses proies, qu'il chasse aussi bien de nuit dans les couches subsuperficielles que de jour en profondeur.

* Lampanyctus niger : l'examen de 88 estomacs non vides provenant de 22 stations différentes conduit à estimer à 47% l'occurrence moyenne des Euphausiacés, qui constitueraient environ 25% en volume de la nourriture de cette espèce, chassant par ailleurs les Copépodes, Amphipodes et autres petits crustacés. En considérant les diverses classes de tailles du poisson, on relève une fréquence d'apparition des Euphausiacés très supérieure chez les individus de plus de 50mm (fig. 86 A). On a en effet :

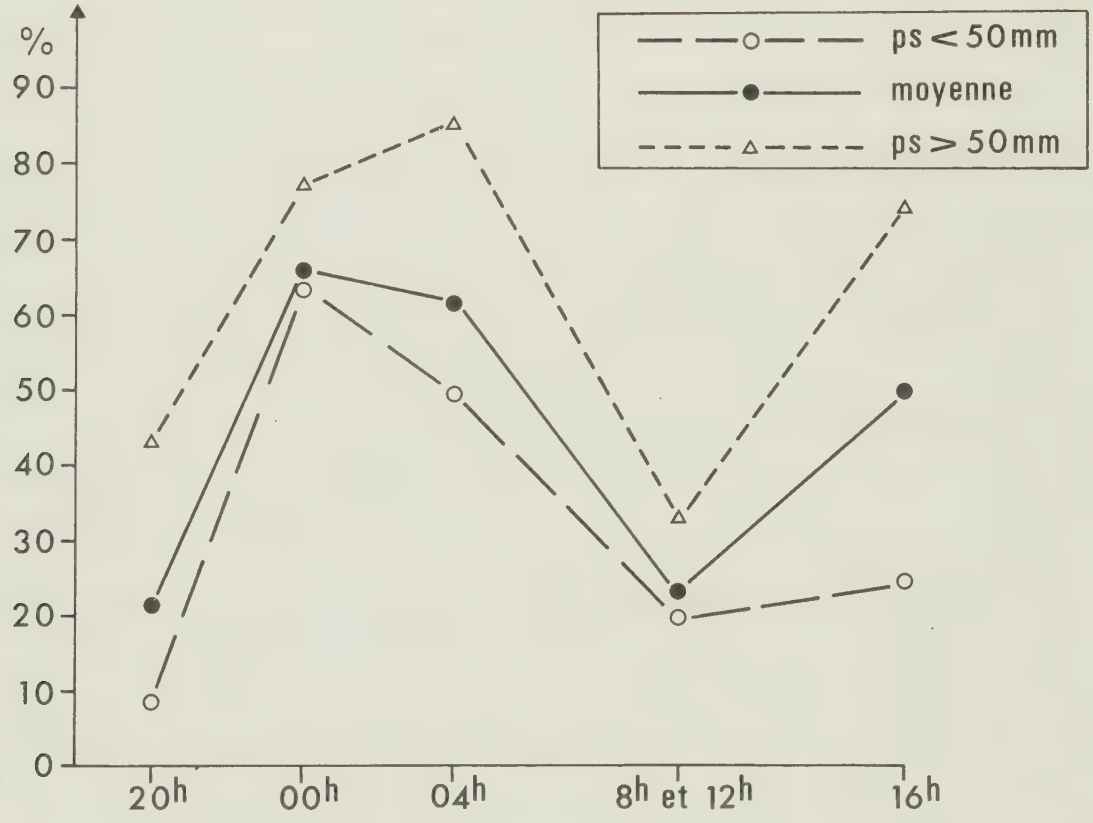
Poissons	<30 mm :	occurrence	31 %
"	31-50 mm :	"	28 %
"	51-70 mm :	"	71 %
"	>70 mm :	"	65 %



A _ Occurrence des Euphausiacés en fonction de la taille.



B _ Tailles des Euphausiacés consommés.



C _ Variations horaires de l'occurrence des Euphausiacés dans les estomacs.

Fig. 86 _ Les Euphausiacés dans la nourriture de Lampanyctus niger.

Ceci suggère un changement dans le comportement nutritionnel de l'espèce, à partir d'un âge correspondant à une longueur de 50mm environ; les autres caractéristiques de la prédation des Euphausiacés par L. niger confirment cette hypothèse. On observe en effet que la répartition en tailles des organismes ingérés (fig. 86 B) tend à une certaine bimodalité, avec un maximum principal pour les groupes de tailles 0,7 (33%) et 0,9 (25%) et un maximum secondaire pour les tailles 1,2 (18%) et 1,6 (19%).

En examinant séparément les diverses classes de tailles des poissons, on constate que cette bimodalité est due à une corrélation positive entre les dimensions du prédateur et celles de ses proies; on note en particulier que les poissons de moins de 30mm ne capturent que des Euphausiacés des G.T. 0,7 et 0,9, alors que l'ingestion des spécimens du G.T. 1,6 est le fait exclusif des poissons de plus de 50 mm.

Longueur poissons \ G.T. Euphausiacés	0,7	0,9	1,2	1,6 et plus
< 30 mm	55 %	45 %	0	0
31 - 50 mm	33 %	33 %	33 %	0
51 - 70 mm	42 %	25 %	8 %	25 %
> 70 mm	13 %	13 %	30 %	44 %

Si on exprime cette relation en calculant la taille moyenne des poisson ayant ingéré des Euphausiacés des différents G.T., on retrouve la même séparation en deux groupes :

Taille moyenne des poissons ayant consommé des G.T. 0,7 : 50 mm
" " " " " " " " 0,9 : 49 mm
" " " " " " " " 1,2 : 67 mm
" " " " " " " " 1,6 et plus : 72 mm

Enfin, cette bipolarité se traduit également par une différence dans les espèces capturées; la grande variété spécifique des Euphausiacés trouvés dans les estomacs, visible dans le tableau ci-après, provient en effet en partie du fait que les L. niger de moins de 50 mm utilisent surtout des Stylocheiron, alors que ceux de plus de 50 mm se nourrissent principalement d'Euphausia et de Nematoscelis.

Espèces identifiées	nb.	%
N. microps - N. gracilis	9	27
S. affine	7	30
S. microphthalma	2	
S. longicorne	1	
E. diomedae	10	43
E. tenera	2	
T. aequalis	1	
T. tricuspidata	1	
T. monacantha	1	

Les fluctuations horaires de la prédation (fig. 86 C) font apparaître un maximum nocturne centré sur 00h et 04h (68% et 62%); au contraire, on note un minimum diurne de 08h à 14h (25%), suivi d'une recrudescence en fin d'après midi (50% à 16h). Une nouvelle chute de l'occurrence s'observe vers 20h, au moment de la montée en surface des prédateurs et de leurs proies. En fait, il faut à nouveau distinguer entre les deux groupes de L. niger, sensiblement séparés par une longueur limite de 50 mm, dont nous avons montré que leurs comportements nutritionnels sont différents; les occurrences horaires, pour ces deux groupes, s'établissent aux valeurs suivantes (fig. 86 C

Heures / Longueur poissons	20h	00h	04h	08–12h	16h
<50 mm	9 %	66 %	50 %	20 %	25 %
>50 mm	43 %	78 %	86 %	33 %	75 %

On voit que les jeunes L. niger ne consomment abondamment les Euphausiacés que de nuit (00h - 04h) en subsurface, ce qui est logique puisque les petits Stylocheiron (0,7 - 0,9) auxquels ils s'attaquent ne s'enfoncent pas en profondeur pendant le jour. Ceux de plus de 50 mm, au contraire, chassant des proies de plus grande taille (Euphausia et Nematoscelis 1,2 et 1,6), les rencontrent non seulement de nuit en subsurface, mais aussi, bien qu'en moins grande quantité, de jour (16h) dans les couches intermédiaires et profondes.

Pour les deux groupes de poissons, on note cependant un fort ralentissement de la prédation vis-à-vis des Euphausiacés en milieu de période diurne, et un autre, moins marqué, au moment de la montée en surface (20 h.).

* Diaphus thermophilus : l'étude de 62 contenus stomacaux choisis dans 22 récoltes différentes conduit à estimer que les Euphausiacés sont présents dans 42% des estomacs en moyenne; toutefois, on constate ici encore que cette occurrence est fonction de la taille des poissons (fig. 87 A) :

poissons	$\leqslant$25 mm	: occurrence	27 %
"	26-35 mm	: "	23 %
"	36-45 mm	: "	50 %
"	$>$ 45 mm	: "	58 %

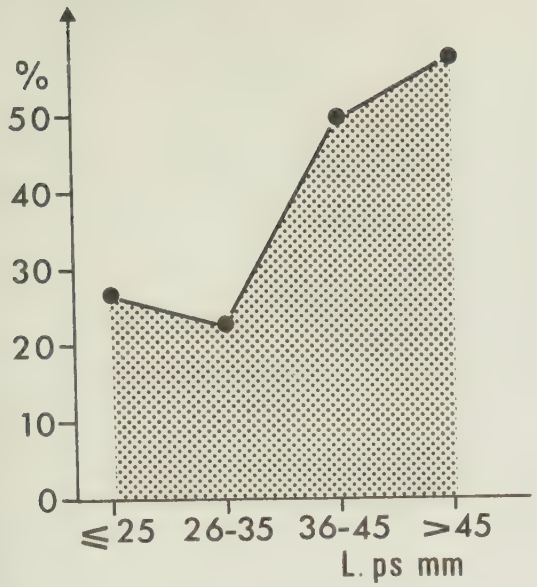
Ainsi, on observe une très sensible différence entre les Diaphus de moins de 35 mm, dont seulement 25% ont capturé des Euphausiacés, et ceux de plus de 35 mm chez qui ce pourcentage s'élève à 54% en moyenne.

Pour l'ensemble de l'espèce, nous estimons que les Euphausiacés représentent environ 25% en volume (39% en poids) de la nourriture totale, qui se compose par ailleurs essentiellement de Copépodes; la figure 87 B exprime la distribution en tailles des organismes ingérés, centrée sur les G.T. 0,9 et 1,2; on dénote de plus la tendance des plus gros poissons à absorber des proies de plus grande taille :

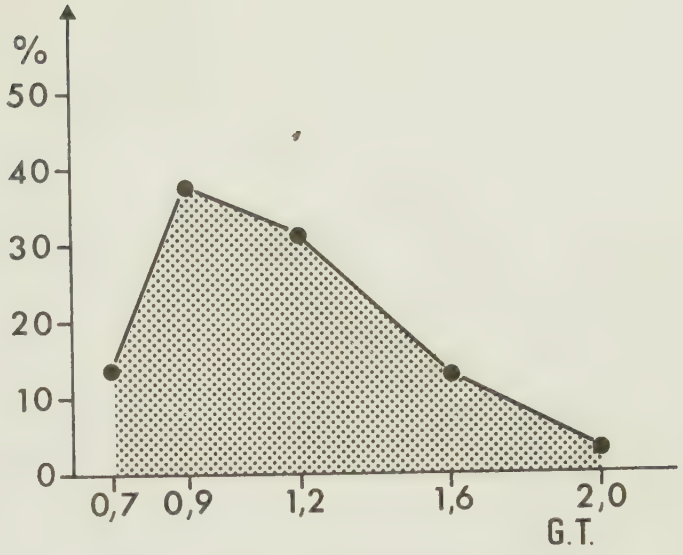
G.T. Euphausiacés / Longueur poissons	0,7	0,9	1,2	1,6	2,0
$\leqslant$40 mm	22 %	44 %	22 %	11 %	0
$>$40 mm	11 %	37 %	37 %	10 %	5 %

Les espèces utilisées apparaissent très diverses, ainsi que le montre le tableau ci-après.

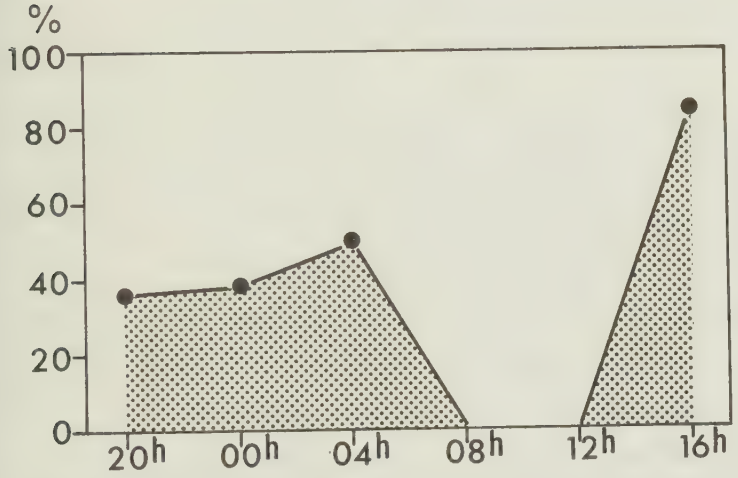
Les poissons de moins de 45 mm consomment indifféremment les diverses espèces; ceux de plus de 45 mm s'attaquent presque exclusivement aux Nematoscelis.



A_ Occurrence des Euphausiacés en fonction de la taille.

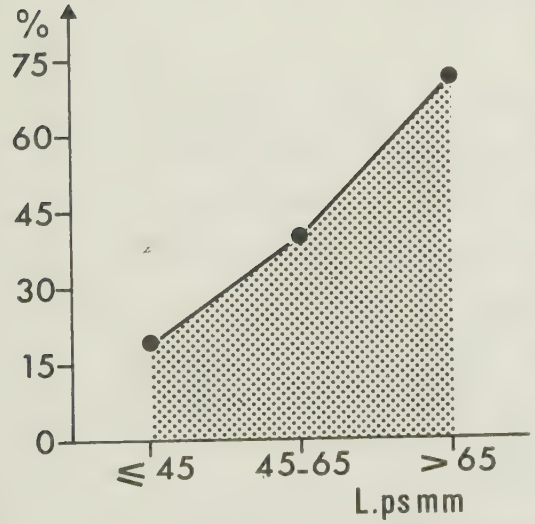


B _ Tailles des Euphausiacés consommés.

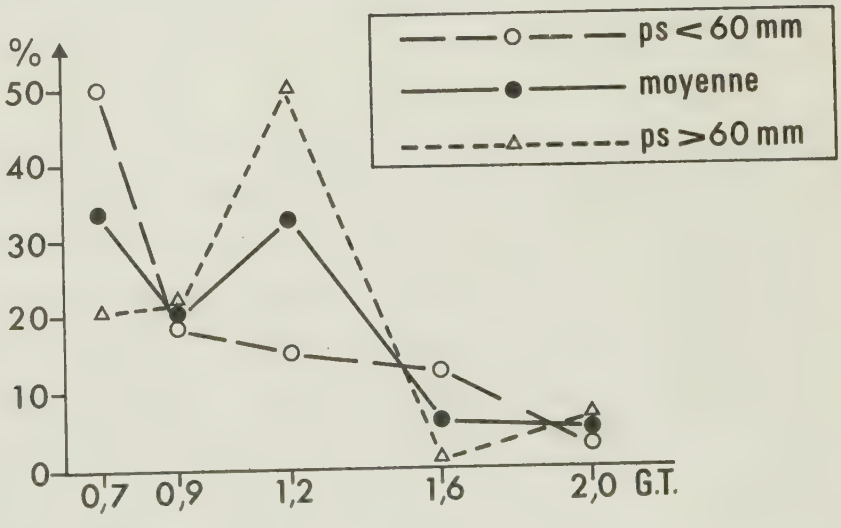


C_ Variations horaires de l'occurrence des Euphausiacés dans les estomacs.

Fig. 87_ Les Euphausiacés dans la nourriture de Diaphus thermophilus.



A _ Occurrence des Euphausiacés en fonction de la taille.



B_ Tailles des Euphausiacés consommés.

Fig 88_ Les Euphausiacés dans la nourriture de Diaphus regani.

Espèces identifiées	Nombre	%
Nematoscelis microps " gracilis " tenella	10	45 %
Stylocheiron longicorne " maximum " affine " indéterminé	2 1 1 1	23 %
Euphausia diomedae " tenera " indéterminé	2 1 3	32 %
Thysanopoda aequalis	1	

Les variations horaires d'occurrence (fig. 87 C) font apparaître, d'une part, une activité prédatrice nulle vis-à-vis des Euphausiacés pendant toute la première moitié de la période diurne; d'autre part, une reprise très marquée en fin de période diurne, qui se poursuit pendant toute la phase nocturne. On note de plus une différence sensible dans les espèces consommées : à 20 h et 00 h les Euphausia dominent, les poissons se trouvant à ce moment en subsurface, 100-200 m (LEGAND, communication personnelle); au contraire, aux deux extrêmités de la période de chasse active, 16 h d'une part et 04 h d'autre part, on décèle une dominance des Nematoscelis, qui pourraient être capturés au moment où les Diaphus migrent de leur niveau diurne (400-600 m) à leur niveau nocturne ou inversement.

* Diaphus regani : l'analyse de 73 contenus stomacaux provenant de 23 stations différentes fournit un pourcentage d'occurrence de 41% pour les Euphausiacés, qui constituent en moyenne 15% en volume de toute la nourriture de l'espèce, composée par ailleurs de Copépodes, Amphipodes et Sergestides.

Comme pour la plupart des espèces déjà étudiées, on observe une corrélation entre la taille des poissons et la fréquence des Euphausiacés dans leurs estomacs, qui est ici particulièrement nette (fig. 88 A) :

poissons $\leq$45 mm : occurrence 18 %
" 46-65 mm : " 38 %
" $>$65 mm : " 71 %

La distribution en tailles des spécimens ingérés présente une bimodalité assez marquée (fig. 88 B), qui apparaît liée à la relation existant entre la taille des prédateurs et celle des proies qu'ils sélectionnent (fig. 88 B) : les poissons de moins de 60 mm utilisent surtout des Euphausiacés du G.T. 0,7, ceux de plus de 60 mm capturant surtout des individus appartenant au G.T. 1,2. En exprimant cette relation par la longueur moyenne des poissons ingérant des organismes des différentes tailles, on constate que les G.T. 0,7 et 0,9 se trouvent dans les estomacs de prédateurs d'une longueur moyenne de 57 mm, alors que les G.T. 1,2 ou plus correspondent à des poissons de 70 mm.

Les Euphausiacés contenus dans les estomacs se répartissent en un grand nombre d'espèces :

Espèces identifiées	Nombre	%
Euphausia diomedae	17	61 %
" tenera	3	
" paragibba	1	
" indéterminé	4	
Thysanopoda monacantha	1	
Nematoscelis microps	3	12 %
" gracilis		
" tenella	1	
Stylocheiron affine	11	27 %
" longicorne	1	

Toutefois, les prédateurs des diverses espèces relèvent de catégories différentes, comme le montre le calcul de la taille moyenne des poissons les ayant consommées:

Longueur moyenne des poissons renfermant des Stylocheiron : 55 mm
" " " " " " Nematoscelis : 61 mm
" " " " " " Euphausia : 71 mm

L'analyse des fluctuations horaires de la prédation complète le schéma suggéré; l'occurrence moyenne s'établit à :

20 h. : 50 %
00 h. : 47 %
04 h. et 08 h. : 44 %
12 h. et 16 h. : 21 %

On note donc une activité nutritionnelle, du moins vis-à-vis des Euphausiacés, principalement nocturne. De plus, on remarque que les espèces capturées diffèrent selon l'heure considérée :

Espèces ingérées	Nuit (20h - 04h)	Jour (08h - 16h)
Stylocheiron	11	1
Euphausia	17	9
Nematoscelis	4	1

L'ensemble de ces données conduit à proposer un schéma proche de celui de Lampanyctus niger par exemple : les jeunes Diaphus regani, consommant surtout de petits Stylocheiron, ne rencontrent ceux-ci que de nuit en subsurface, mais non pas de jour aux profondeurs (400-600m) qu'ils occupent alors; les gros poissons, par contre, cohabitent avec les Euphausia dont ils se nourrissent, aussi bien de nuit en subsurface que de jour en profondeur, de sorte que les fluctuations horaires de leur prédation sont moins marquées.

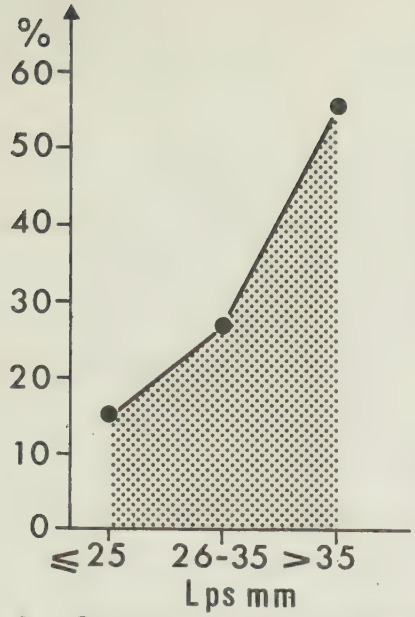
* Diaphus lutkeni : parmi les 71 estomacs non vides examinés, provenant de 22 récoltes différentes, 22 contiennent des Euphausiacés, soit 31%. Conformément au schéma habituel, cette occurrence est fonction de la taille des poissons (fig. 89 A) :

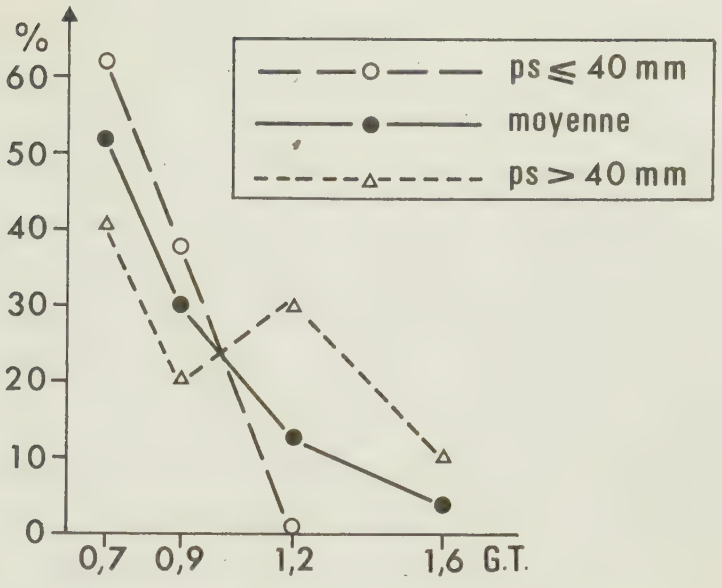
Poissons $\leqslant$25 mm : occurrence 15 %
" 26-35 mm : " 27 %
" $>$35 mm : " 56 %

En moyenne, les Euphausiacés représentent environ 20% en volume (22% en poids) de la nourriture de l'espèce, le reste étant surtout constitué de Copépodes.

La distribution en tailles des spécimens consommés (fig. 89 B) fait apparaître un maximum pour les G.T. 0,7 et 0,9. Cependant, cette composition en tailles varie avec les dimensions des prédateurs considérés (fig. 89 B):

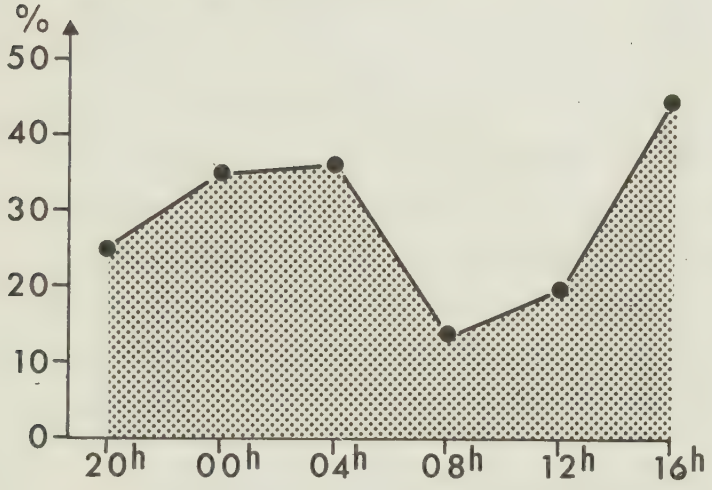
Longueur poissons \ G.T. Euphausiacés	0,7	0,9	1,2	1,6
$\leqslant$40 mm	62 %	38 %	0	0
$>$40 mm	40 %	20 %	30 %	10 %





A _ Occurrence des Euphausiacés en fonction de la taille.

B _ Tailles des Euphausiacés consommés.



C _ Variations horaires de l'occurrence des Euphausiacés dans les estomacs.

Fig. 89_ Les Euphausiacés dans la nourriture de Diaphus lutkeni.

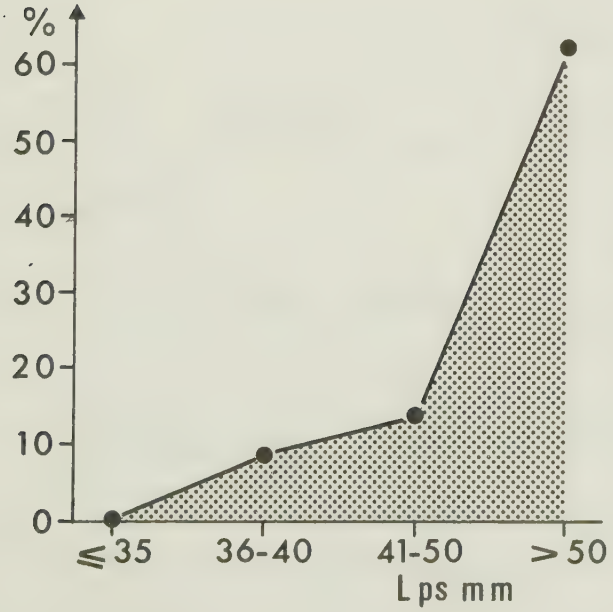


Fig. 90_ Occurrence des Euphausiacés en fonction de la taille dans les estomacs de Diaphus fulgens.

L'examen des espèces utilisées fait apparaître une dominance des petites formes peu profondes, appartenant au genre Stylocheiron (S. affine, S. longicorne, S. carinatum, S. microphthalma), capturées pendant les heures nocturnes (20h, 00h, 04h); en fin de période diurne (16h), c'est le genre Euphausia qui fournit l'essentiel des prises. Ainsi, on retrouve à nouveau le schéma habituel de prédation (fig. 89 C) : une chasse active des petites formes de surface (Stylocheiron) pendant la nuit, une prédation ralentie en début de période diurne (08h, 12h), et une recrudescence en fin d'après-midi (16h) aux dépens des espèces (Euphausia) habitant pendant le jour les couches profondes ou intermédiaires.

* Diaphus fulgens : bien que 76 contenus stomacaux aient été analysés pour cette espèce, 11 seulement renferment des Euphausiacés, soit 14%; cette faible occurrence est due au fait que la plupart des poissons examinés sont de petite taille (moins de 40 mm), stade auquel D. fulgens se révèle essentiellement copépodophage. Par la suite, la part des Euphausiacés augmente au détriment de celle des Copépodes, jusqu'à représenter environ 40% de la nourriture totale pour les spécimens de plus de 50 mm; la courbe d'occurrence (fig. 90) fait bien apparaître cette évolution, passant de 0 pour les poissons de moins de 35 mm, à 63% pour ceux de plus de 50 mm.

Le nombre réduit d'estomacs contenant des Euphausiacés ne permet pas de chiffrer la relation taille du prédateur - tailles des proies. Cependant, on a constaté que les poissons de moins de 50 mm consomment uniquement des individus des G.T. 0,7 et 0,9, alors que les G.T. 1,2 et 1,6 dominent dans les contenus stomacaux de ceux de plus de 50 mm.

Les espèces utilisées apparaissent variées (N. microps : 3; S. abbreviatum : 3; E. diomedae : 3; E. tenera : 2; S. longicorne : 1; S. suhmii : 1), mais là encore les effectifs trop modestes n'autorisent pas d'étude plus détaillée.

* Symbolophorus evermanni : on a analysé 100 contenus stomacaux issus de 41 stations différentes. L'occurrence moyenne des Euphausiacés y atteint 61%; ils représentent environ 50% en volume (65% en poids) de toute la nourriture de l'espèce qui consomme également des Copépodes, Amphipodes et divers crustacés.

La fréquence des Euphausiacés dans les estomacs en fonction de la taille des poissons (fig. 91 A) montre un accroissement régulier, passant de 44% pour les poissons de 20 à 25 mm, à 52% pour ceux de 25-30 mm, puis à 85% chez ceux de 30-40mm; on observe ensuite une stabilisation, puisque 75% des S. evermanni de 40 à 70 mm en capturent.

Les tailles des organismes ingérés se répartissent tel qu'indiqué sur la figure 91 B. En outre, la relation entre la longueur des poissons et la distribution en tailles des Euphausiacés qu'ils utilisent apparaît nettement (fig. 91 B):

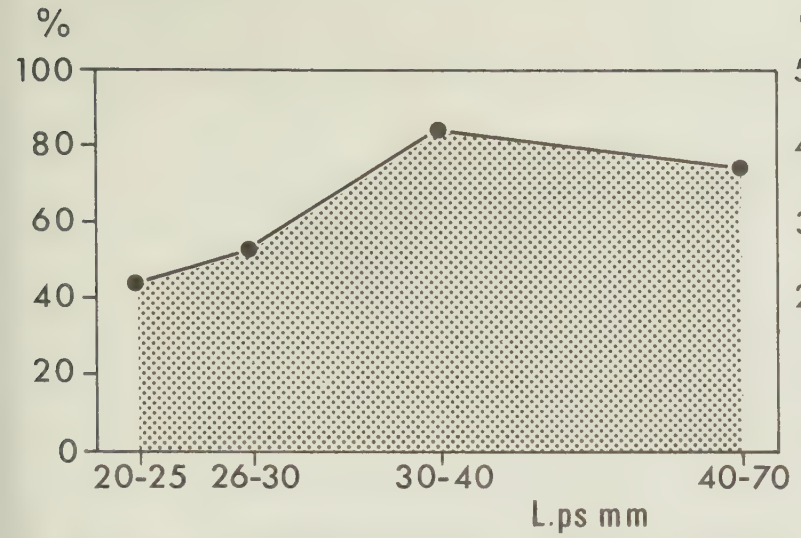
Longueur poissons \ G.T. Euphausiacés	0,7	0,9	1,2	1,6 et plus
<25 mm	53 %	33 %	14 %	0
25-50 mm	39 %	41 %	16 %	4 %
>50 mm	0	14 %	41 %	45 %

Cette corrélation se traduit également de façon très satisfaisante en calculant la longueur moyenne des poissons ayant ingéré des spécimens des divers G.T. (fig. 91 C); on obtient en effet :

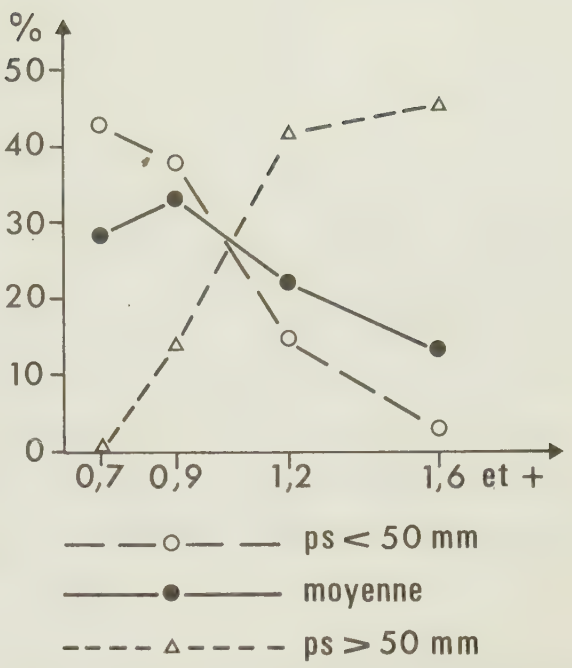
Longueur moyenne des poissons contenant des G.T. 0,7 : 31 mm
" " " " " " " 0,9 : 33 mm
" " " " " " " 1,2 : 44 mm
" " " " " " " 1,6 et plus : 53 mm

Tous les individus font partie du genre Euphausia, principalement E. diomedae. Comme on observe de plus une grande constance dans le temps de la prédation exercée vis-à-vis des Euphausiacés (occurrence à 20h : 57%; 00h : 59%; 04h : 66%; 08h et 12h : 57%; 16h : 83%), on peut penser que S. evermanni, dont la répartition verticale (jour : 600-800m; nuit 50-200m) correspond sensiblement à celle de ses proies, chasse E. diomedae aussi bien de nuit en subsurface que de jour en profondeur.

* Sternoptyx diaphana : un certain nombre de remarques doivent être faites pour cette espèce importante. Tout d'abord, c'est l'une des seules, avec V. nimbaria et S. evermanni à être représentée assez abondamment, à la fois dans les récoltes IKMT et dans les estomacs des grands prédateurs capturés à la Longue Ligne (thons, Alepisaurus). Par ailleurs, S. diaphana ne migre

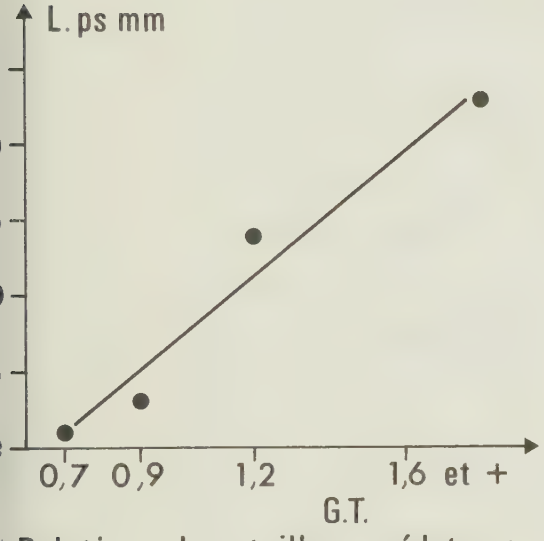


A_ Occurrence des Euphausiacés en fonction de la taille.

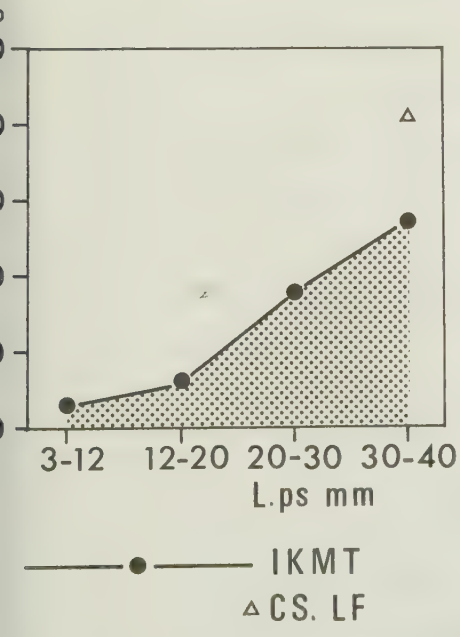


B_ Tailles des Euphausiacés consommés.

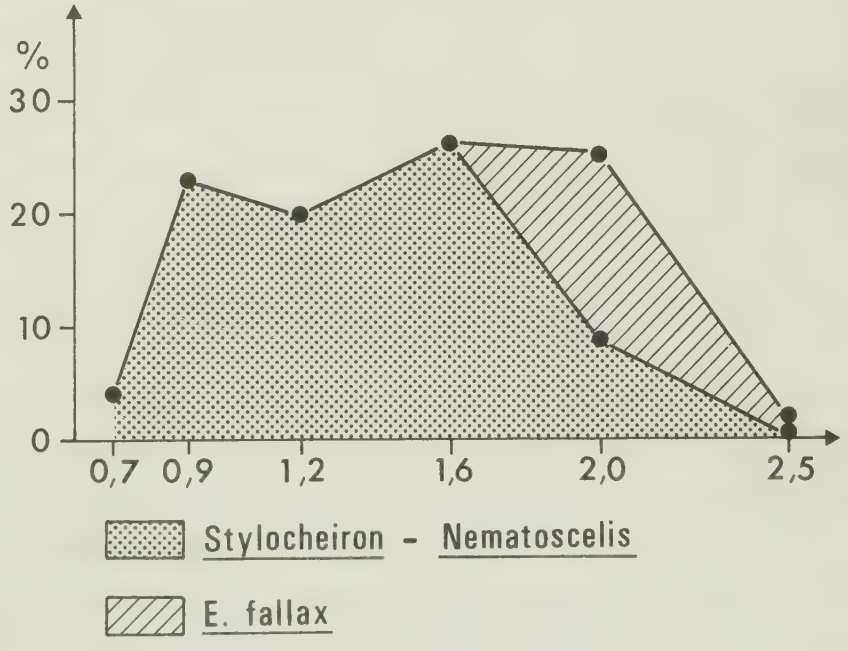
Fig. 91_ Les Euphausiacés dans la nourriture de Symbolophorus evermanni.



Relation des tailles prédateurs - proies.



Occurrence des Euphausiacés en fonction de la taille.



B_ Tailles des Euphausiacés consommés.

g. 92_ Les Euphausiacés dans la nourriture de Sternoptyx diaphana.

pas de nuit vers les couches superficielles, la majorité des individus demeurant, de jour comme de nuit, dans la couche 400-800m (LEGAND, communication personnelle); son comportement se révèle donc différent de la plupart des autres espèces considérées jusqu'ici. Enfin, la morphologie très particulière qui le caractérise (forme losangique lui valant l'appellation de "hatchet fish" ou "hache d'argent") fait que sa longueur n'a pas la même signification que pour les autres espèces; ainsi, un Sternoptyx de 30mm de long représente un poisson de dimensions générales beaucoup plus importantes qu'un Cyclothone de même longueur par exemple.

On a d'abord analysé les contenus stomacaux de 82 gros individus (Longueur moyenne 32 mm) trouvés dans les estomacs de 30 Alepisaurus ("Lancet fish" ou LF) capturés à la Longue Ligne; les Euphausiacés représentent le principal composant de 82% d'entre eux. Dans un second temps, on a examiné les estomacs de 379 spécimens beaucoup plus petits (L m: 12 mm) provenant de 18 stations IKMT; l'occurrence moyenne des Euphausiacés n'y est que de 16%. Ainsi, une fois encore, nous constatons une corrélation flagrante entre la taille du prédateur et la fréquence de consommation des Euphausiacés (fig. 92 A). On a en effet :

Poissons de 3 à 12 mm :	occurrence		6 %
" 12 à 20 mm :	"		12 %
" 20 à 30 mm :	"		36 %
" de plus de 30 mm	IKMT :		54 %
	CS.LF:		82 %

L'importance globale des Euphausiacés dans la nourriture de S. diaphana est donc à peu près nulle pour les poissons de moins de 10 mm de long, augmente progressivement avec la taille, et représente environ 50% du total en volume pour les plus gros individus (30-50mm); le reste de la nourriture se compose de Copépodes, Amphipodes, Carides, Annélides, larves de poissons et Chaetognathes.

Les espèces et tailles d'Euphausiacés consommés n'ont été analysées que chez les gros Sternoptyx provenant des estomacs de LF, qui en sont abondamment pourvus. Les petits spécimens du IKMT n'utilisent que de très petites proies (G.T. 0,7) parmi lesquelles dominent E. tenera et E. diomedae. L'examen des estomacs des Sternoptyx capturés par les LF conduit aux constatations suivantes : 73% des estomacs contenant des Euphausiacés renferment des Stylocheiron, 27% des Nematoscelis, et 9% seulement des Euphausia. De plus, alors que

les deux premiers genres apparaissent très régulièrement sous forme d'un petit nombre d'individus appartenant aux G.T. 0,9, 1,2 et 1,6, les Euphausia ne figurent que chez quelques poissons sous forme de gros essaims de E.fallax de grande taille (G.T. 2,0). Aussi est-il nécessaire de considérer séparément ces deux types de prédation (fig. 92 B) :

Espèces identifiées	Tailles	Nombres
S. abbreviatum - S. maximum	0,9 1,2 1,6	90
S. longicorne		84
N. microps - N. gracilis		54
S. carinatum		14
S. elongatum		3
E. fallax	2,0	56

On note également que les Stylocheiron et Nematoscelis sont surtout ingérés par des poissons de 20 à 42 mm; au contraire, les E. fallax, beaucoup plus gros, n'ont été rencontrés que chez des poissons de 46 à 57 mm. Ainsi, les très gros S. diaphana paraissent susceptibles de consommer un type différent de proies. Enfin, il faut remarquer que la distribution verticale profonde (400-800m) de ce poisson non migrateur lui permet d'accéder à toute heure, et notamment de jour, aux stocks de Stylocheiron et de Nematoscelis, eux aussi sédentaires ou petits migrateurs cantonnés principalement entre 300 et 500m; au contraire, la capture de E. fallax, qui se trouve de nuit dans les couches superficielles, résulte selon toute probabilité d'une prédation diurne.

L'étude du matériel extrait des estomacs d'Alepisaurus ne permet pas de préciser les fluctuations horaires de la prédation, puisqu'on ne sait pas à quelle heure les Sternoptyx ont été "pêchés" (ingérés) par les L.F. Les variations d'occurrence des Euphausiacés dans les estomacs, d'après les récoltes IKMT, s'établissent de la manière suivante :

00h : 52 %
04h : 38 %
08h : 33%
12h et 16h : 52 %

On note par conséquent une assez grande permanence de la consommation des Euphausiacés chez Sternoptyx, comportement logique puisque nous avons montré que les biotopes du prédateur et de ses proies coïncident plus ou moins constamment; on observe cependant un certain fléchissement de 04h à 12h, et par contre la reprise maintes fois constatée de l'activité prédatrice dans la seconde partie de la période diurne (16h).

* Autres espèces dépendant des Euphausiacés : un certain nombre d'espèces n'apparaissent que sporadiquement dans les récoltes IKMT, ne permettant de disposer que d'effectifs réduits, à partir desquels une analyse approfondie ne peut être conduite. En ce qui les concerne, nous avons donc seulement cherché à déterminer si elles comptent ou non parmi les prédateurs des Euphausiacés.

Les spécimens examinés sont en général de grande taille; le nombre de contenus stomacaux étudiés, et la part des Euphausiacés dans leur nourriture sont indiqués dans le tableau 70 pour Diaphus theta, D. lucidus, D. splendidus, D. malayanus, D. elucens, Lampanyctus festivus et Bregmaceros sp.; il convient d'y ajouter Melamphaes sp. dont 7 estomacs ont été analysés. Tous se révèlent des consommateurs importants d'Euphausiacés; les espèces du genre Diaphus y ont recours pour 20 à 35% (en volume) de leur alimentation. Ce pourcentage semble encore nettement plus élevé chez Bregmaceros et Melamphaes, leurs contenus stomacaux étant composés d'Euphausiacés à raison de 75% du volume total; ce groupe constitue par ailleurs environ 50% du volume de la nourriture trouvée dans les estomacs de 15 Lampanyctus festivus.

Il convient également de parler ici des grandes espèces micronectoniques; nous avons remarqué précédemment (cf. tableau 70, note 11) que l'ichtyofaune IKMT comprend un nombre limité de grandes formes dont la rareté apparente est due, au moins en partie, au fait qu'elles échappent facilement à cet engin. Il est par conséquent intéressant d'étudier ces espèces en dépit de leur faible abondance, dans la mesure où l'on peut penser acquérir ainsi quelques informations sur la faune qui fait immédiatement suite, dans la gamme croissante des tailles, à celle habituellement capturée par le IKMT. Les Paralepididae et les Bramidae font partie de cette catégorie, mais ils seront traités ultérieurement, en raison de leur importance dans la nourriture des thons.

Au total, on a disposé de 51 estomacs non vides, dont en moyenne 30% contiennent des Euphausiacés; en fait, ces grandes espèces (cf. tableau 70 pour les longueurs moyennes) accusent un pourcentage très élevé d'estomacs vides, de 50 à 85%, de sorte que le nombre de poissons réellement examinés est de l'ordre de 120.

On observe de grandes différences alimentaires selon les espèces :

- Chauliodus est strictement ichtyophage, les Euphausiacés ne figurent pas parmi ses proies
- Stylophorus apparaît exclusivement copépodophage
- Malacosteus utilise les Euphausiacés puisque 3 estomacs sur 12 en renferment (E. tenera, S. elongatum); il consomme également des Copépodes et des poissons.
- de même chez Astronesthes, l'un des 3 estomacs examinés est entièrement rempli par 3 E. diomedae de grande taille (G.T. 2,0); les deux autres ne révèlent que des débris de poissons.
- les Melanostomiatidae (Melanostomias, Eustomias, Leptostomias, Flagellostomias, Photonectes, Echiostoma) sont surtout ichtyophages; cependant, 4 estomacs sur 12 contiennent des E. diomedae (G.T. 1,2 à 2,0), constituant à peu près 10% en volume de la nourriture totale. Quelques Carides et Sergestides figurent aussi dans les contenus stomacaux.
- Evermannella chasse également les Euphausiacés : 3 des 7 estomacs analysés sont presque entièrement remplis par des E. diomedae de grande taille (G.T. 1,6 et 2,0)
- les Nemichthyidae (Nemichthys, Serrivomer, Avocettina) enfin, sont tenus pour des prédateurs importants des Euphausiacés (BEEBE et CRANE, 1936); toutefois, 85% des estomacs étant vides, nous n'avons pu disposer que de 5 contenus stomacaux, dont 4 composés uniquement de gros T. monacantha et T. orientalis (G.T. 2,5 et 3,0). Ces grosses proies présentent souvent une épaisseur supérieure à celle de leur prédateur, les Apodes conservant un diamètre de quelques millimètres seulement pour une longueur de plus de 30cm; il s'ensuit que l'ingestion d'un gros crustacé (Euphausiacé ou Sergestide) s'accompagne d'une distension de l'estomac qui explique la fréquente déchirure du poisson au cours de la récolte par arrachement de cette saillie.

* Autres éléments de l'ichtyofaune micronectonique : en dehors de Diaphus fulgens et de certaines des grandes formes micronectoniques, dont nous avons déjà parlé, 4 espèces seulement peuvent être considérées comme ne faisant

que peu appel aux Euphausiacés dans leur alimentation (cf. tableau 70) : Cyclothone sp. et Notolychnus valdiviae, de petite taille, sont principalement copépodophages (toutefois les petits Euphausiacés du G.T. 0,7, tels que E. tenera et S. longicorne constituent 6% en poids de la nourriture de Notolychnus); Ceratoscopelus warmingi et Lepidophanes photothorax n'utilisent qu'accessoirement les Euphausiacés qui ne couvrent qu'une faible partie de leurs besoins alimentaires.

2.3.2.4. Bilan et caractéristiques générales de la prédation des poissons micronectoniques vis-à-vis des Euphausiacés

Nous venons donc de passer en revue l'action prédatrice des principales espèces de l'ichtyofaune micronectonique(totalisant plus de 90% des poissons récoltés au IKMT), et nous avons, au début de ce chapitre, estimé que les Euphausiacés représentent environ 8% en volume des ressources alimentaires de cette faune (21% si on exclut le genre Cyclothone). De plus, rappelons que, si l'on considère l'importance des Euphausiacés en poids, leur pourcentage par rapport à la nourriture totale ingérée est encore nettement plus élevé; chez les 6 espèces de poissons pour qui on a procédé à des pesées des divers constituants du contenu stomacal, on obtient en effet :

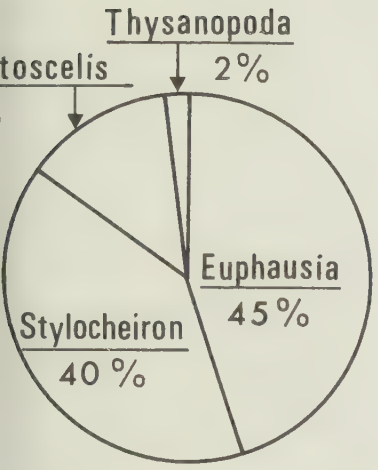
Poissons	Importance des Euphausiacés par rapport à la nourriture totale ingérée	
	En volume (estimée)	En poids
T. microchir	45 %	72 %
L. hubbsi	60 %	85 %
D. thermophilus	25 %	39 %
D. lutkeni	20 %	22 %
N. valdiviae	ε	6 %
S. evermanni	50 %	65 %

Ayant évalué la contribution quantitative des Euphausiacés à la nutrition de l'ichtyofaune micronectonique, il nous reste à dresser un bilan d'ensemble de ces rapports nutritionnels, et à dégager les caractéristiques générales de la prédation.

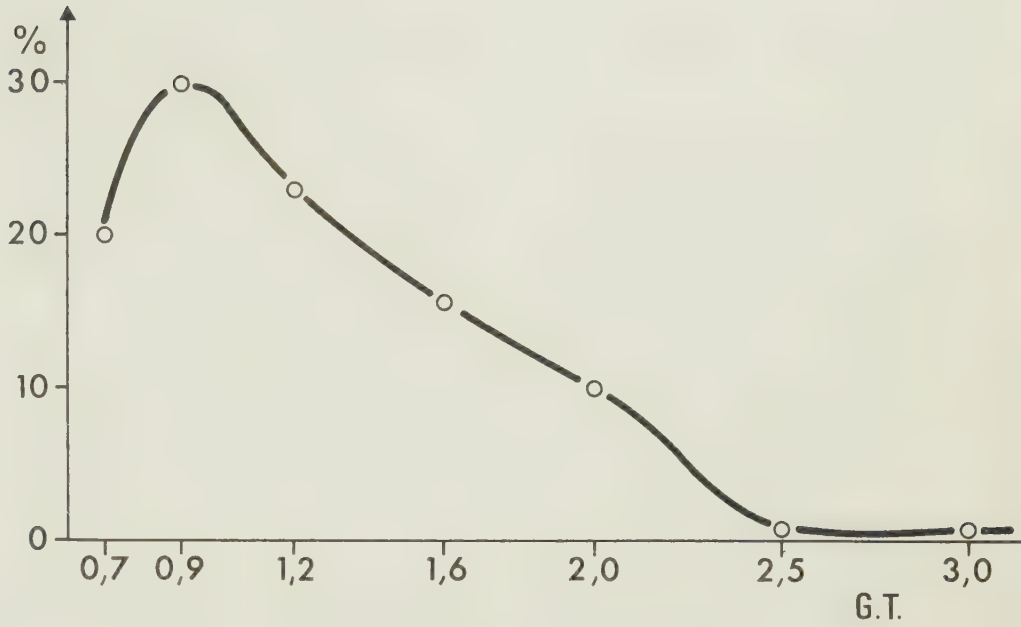
Le tableau 71 expose la distribution en espèces et en tailles des Euphausiacés trouvés dans les 1 923 contenus stomacaux analysés. On constate (fig. 93 A) que le genre Euphausia (principalement E. diomedae et E. tenera) fournit 45% des individus ingérés; le genre Stylocheiron s'avère d'importance sensiblement comparable avec 40% tandis que les Nematoscelis ne s'inscrivent que pour 13%. On note l'absence presque totale de spécimens du genre Thysanopoda, de tailles trop élevées pour être accessibles à ces petits prédateurs, de même que celle des Nematobrachion, pour la même raison à laquelle s'ajoute leur rareté dans le milieu. Il est intéressant de constater que l'ordre d'importance des différents genres dans les contenus stomacaux est le même que celui de leur abondance réelle (cf. ch. Zoogéographie, tableau 7). Ainsi, bien que le rapport des tailles prédateur-proie et la coïncidence des biotopes, permise ou interdite par le jeu des migrations verticales des uns et des autres, soient des facteurs déterminants de la prédation, on voit que l'abondance des espèces dans le milieu conditionne avant tout leur rôle en tant que ressource économique.

L'examen des tailles des Euphausiacés consommés (fig. 93 B), montre que l'ichtyofaune micronectonique, dont les représentants ont pour la plupart une longueur comprise entre 30 et 50mm, capture des individus des G.T. 0,7 à 1,6 (l'importance apparente du G.T. 2,0 est due à l'ingestion d'un grand nombre de E. fallax par 3 spécimens de Sternoptyx) c'est-à-dire mesurant entre 7 et 18mm de long. Au contraire, les Euphausiacés d'une taille supérieure ne constituent pas une ressource accessible à cette partie de l'ichtyofaune. On a montré, au cours de l'étude particulière de chaque espèce de poisson, qu'il existe dans la plupart des cas une relation étroite entre la taille du prédateur et la nature (occurrence) et la taille de ses proies; bien que ce phénomène soit incontestablement général, il n'est pas possible de le chiffrer pour l'ensemble des observations, en raison de la signification différente d'une même longueur totale pour des espèces de morphologies très dissemblables (nous avons remarqué par exemple qu'un Cyclothone de 30mm représente un très petit prédateur, alors qu'un Sternoptyx de même longueur est capable de s'attaquer à des proies de grande taille).

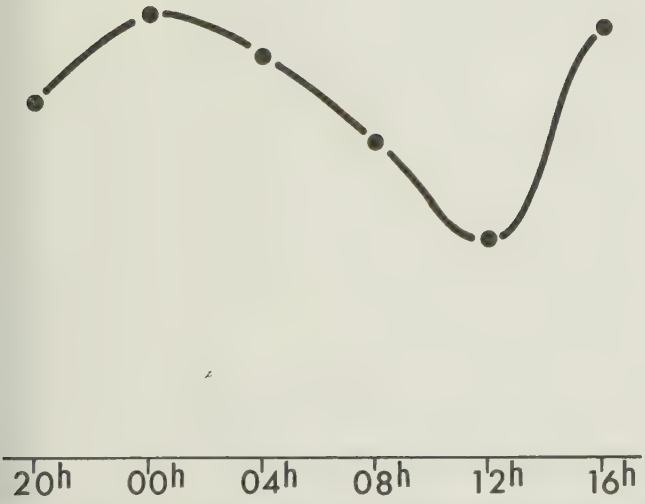
Les variations horaires de l'occurrence des Euphausiacés dans les estomacs des poissons micronectoniques apparaissent très démonstratives; établie d'après l'analyse de 800 estomacs non vides, la figure 93 C révèle l'existence de 3 phases bien distinctes :



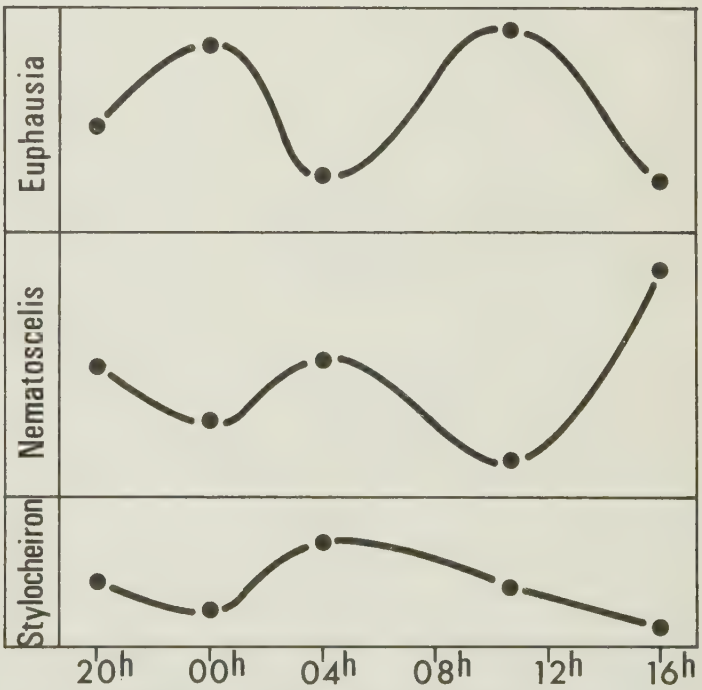
nportances relatives des
enres capturés.



B _ Tailles des Euphausiacés consommés.



Variations horaires de l'occurrence des Euphausiacés dans les estomacs.



D _ Variations horaires des espèces consommées

Fig. 93 _ Bilan de la prédation exercée vis à vis des Euphausiacés par l'ichthyofaune micronectonique.

TABLEAU 71. Bilan de la prédation de l'ichtyofaune micronectonique vis-à-vis des Euphausiacés : espèces identifiées et tailles des spécimens trouvés dans les estomacs

A) Espèces

Espèces	nb.	%
E. diomedae E. tenera	296	33 %
E. fallax *	56	6 %
Euphausia indéterminés	54	6 %
N. microps N. gracilis N. tenella	118	13 %
S. abbreviatum S. maximum	115	13 %
S. affine S. longicorne	159	18 %
S. carinatum S. elongatum S. suhmii S. microphthalma	29	3 %
Stylocheiron indéterminés	54	6 %
Thysanopoda	20	2 %
T o t a l	901	-

B) Groupes de tailles

GT	nb.	%
0,7	204	20 %
0,9	310	30 %
1,2	234	23 %
1,6	170	16 %
2,0*	99*	10 %
2,5	8	0,8 %
3,0	6	0,6 %
3,5	0	0
Total	1 031	-

* essaims de E. fallax G.T. 2,0 capturés par 3 Sternoptyx.

- une activité prédatrice maximale en milieu de période nocturne (22h - 02h) qui décroit régulièrement à 04h et 08h.
- une activité prédatrice minimale en milieu de période diurne (10h - 14h).
- une recrudescence très marquée de la prédation en fin de période diurne (16h), qui apparaît comme un phénomène quasi général, puisqu'il a été mis en évidence aussi bien pour la plupart des espèces de poissons que pour les Euphausiacés eux-mêmes (cf. ch. VII A). Une légère chute vers 20h correspond vraisemblablement à la phase de migration ascendante des organismes.

La nature des Euphausiacés consommés varie également en fonction de l'heure (fig. 93 D) : on observe que les Euphausia sont chassés d'une part en milieu de nuit dans les couches superficielles, d'autre part de jour dans les couches profondes. Les Nematoscelis au contraire paraissent supporter la prédation la plus lourde au moment où les poissons effectuent leurs migrations ascendante (20h) ou descendante (04h); la reprise d'une activité prédatrice intense en fin de période diurne (16h) se fait également à leurs dépens. L'image obtenue pour les Stylocheiron est moins claire, mais on peut penser que ces fluctuations atténuées proviennent en partie du groupement dans ce genre d'espèces de comportements dissemblables, les effectifs restreints ne permettant pas une étude fiable au niveau de chacune d'elles; il est en effet vraisemblable que les plus petites formes (S. affine, S. longicorne, S. carinatum, S. suhmii, S. microphthalma) sont consommées en surface de nuit, tandis que les espèces plus profondes (200-500 m) et de plus grande taille (S. maximum, S. abbreviatum) supportent la prédation la plus active au moment où les poissons traversent leur biotope (20h et 04h).

Au terme de cette étude sur les rapports nutritionnels existant entre les Euphausiacés et l'ichtyofaune micronectonique, il est possible d'établir les grandes lignes du comportement-type : les poissons de petite taille consomment de petits organismes (G.T. 0,7 et 0,9), essentiellement de nuit dans les couches subsuperficielles (S. carinatum, S. affine, S. longicorne, S. microphthalma, S. suhmii, E. tenera); de jour, leur prédation vis-à-vis des Euphausiacés s'atténue considérablement, car ils ne trouvent pas, dans leur habitat profond, ces petites formes qui leur sont seules accessibles; les poissons de plus grande taille, au contraire, disposent d'une gamme de proies beaucoup plus vaste, puisqu'ils peuvent se nourrir sur une faune migratrice (E. diomedae), qu'ils trouvent à la fois de nuit en subsurface et de jour en profondeur, et sur des espèces peu ou pas migrantes (N. microps, N. gracilis, N. tenella, S. abbreviatum, S. maximum), occupant les couches intermédiaires (200-500m), qu'ils rencontrent au cours de leurs migrations ascendante (20h) ou descendante (04h), aussi bien qu'en fin de période diurne (16h); les fluctuations horaires de l'occurrence des Euphausiacés dans les estomacs non vides des poissons migrateurs seront donc en moyenne d'autant plus faibles que le prédateur considéré sera de plus grande taille.

Toutefois, ce comportement type, qui traduit une tendance générale, n'implique pas pour autant une complète uniformité : nous avons vu, par exemple dans les cas de T. microchir et L. photothorax, que des espèces voisines peuvent manifester des préférences alimentaires dissemblables.

3. Les Euphausiacés dans la chaîne alimentaire menant aux Thonidés

Les thonidés constituent pratiquement la seule ressource pélagique actuellement exploitée dans le Pacifique tropical. Nous considérerons successivement les grandes espèces (Germon, Yellowfin...) capturées à la Longue Ligne, puis les bonites pêchées à la traîne le long des côtes.

En raison de la confusion règnant actuellement dans la nomenclature des Thonidés (cf. POSTEL 1966), nous précisons ci-dessous les synonymies utilisées :

- Germon = Thunnus (Germo) alalunga (Thon blanc)
- Yellowfin = Thunnus (Neothunnus) albacares (Thon jaune)
- Bigeye = Thunnus (Parathunnus) obesus (Thon obèse ou Patudo)
- Bonite ou Skipjack = Euthynnus (Katsuwonus) pelamis (Bonite à ventre rayé)

3.1. Les captures de Longue Ligne

3.1.1. Définition des captures de Longue Ligne et caractères généraux de leur nutrition

A titre indicatif, nous donnons la liste des poissons capturés à la Longue Ligne au cours des 26 stations des croisières "Calmar" I à V effectuées par le Coriolis dans le Pacifique central tropical sud :

. G = Germon	116
. YF = Yellowfin	37
. BE = Bigeye	11
. SK = Skipjack	5
. LF = (Lancet Fish) Alepisaurus	8
. PBM = (Pacific Blue Marlin) Makaira nigricans	6
. Autres espèces (Scombrolabrax, Taractes, Xiphias, Tetrapterus, Acanthocybium etc...)	24

On remarque que les thonidés (G, YF, BE, SK) fournissent l'essentiel des captures; toutefois, l'abondance relative des deux principales espèces, G et YF, dépend de la profondeur à laquelle pêche la ligne.

Une brève discussion doit être faite sur le cas d'Alepisaurus. Ces poissons n'offrent aucun intérêt économique; cependant, leur étude se révèle extrêmement souhaitable pour deux raisons. D'une part, ils semblent jouer un rôle de premier plan vis-à-vis des thons, à la fois à titre de concurrents se nourrissant sur les mêmes proies (LEGAND et WAUTHY 1961; PARIN 1968; GRANDPERRIN et LEGAND 1970; FOURMANOIR 1969), mais aussi comme source de nourriture puisque les thons capturent une quantité notable d'Alepisaurus juvéniles. D'autre part, alors que les contenus stomacaux des thons se présentent en général sous une forme très digérée rendant difficile l'identification des proies, ceux d'Alepisaurus se trouvent toujours dans un parfait état de conservation; ces poissons apparaissent donc comme d'excellents collecteurs de micronecton, permettant de disposer d'échantillons de la nourriture des thonidés sous une forme telle que l'étude en est particulièrement aisée. Pour ces raisons, nous avons largement fait appel, pour cette partie du travail, aux contenus stomacaux d'Alepisaurus.

Le tableau 72 indique la nature de la nourriture des principales espèces capturées à la Longue Ligne. On constate que, sauf occasionnellement pour les bonites, poissons et céphalopodes représentent au moins les deux tiers du total; pour préciser quel rôle les Euphausiacés jouent dans la chaîne alimentaire qui y aboutit, on devra donc analyser la nutrition de ces deux groupes.

TABLEAU 72. Alimentation des poissons capturés à la Longue Ligne (% en poids) d'après les croisières du Coriolis 1956-1969.

Prédateurs / Proies	G	YF	SK	LF	Autres
Poissons	50 %	70 %	2 %	53 %	49 %
Céphalopodes	33 %	23 %	38 %	22 %	48 %
Crustacés (1)	7 %	3 %	50%(3)	6 %	-
Divers (2) et débris	10 %	4 %	10 %	19 %	3 %

(1) Amphipodes et Phronimes, Carides etc...

(2) Hétéropodes, Ptéropodes etc...

(3) Dû à un seul contenu stomacal renfermant une grande quantité de Carides de 30 à 40 mm de long.

Nous avons brièvement parlé précédemment de la nourriture des céphalopodes. Dans l'état actuel des recherches, les difficultés qu'implique cette étude n'ont pas été surmontées; on peut seulement dire que les crustacés, dont les Euphausiacés, font partie de leurs aliments, au moins à certaines périodes de leur existence, mais il n'est pas possible de chiffrer cette contribution.

La définition de la nourriture des poissons qui sont consommés par les thons est par contre possible; c'est elle que nous allons établir, après avoir dit quelques mots de la place qu'occupent les Euphausiacés parmi les proies directes des grands prédateurs capturés à la Longue Ligne.

3.1.2. Les Euphausiacés comme proies directes des thons de Longue Ligne

Le tableau 73 dresse la liste des Euphausiacés rencontrés dans les estomacs de 218 poissons capturés à la Longue Ligne.

TABLEAU 73. Euphausiacés trouvés dans les estomacs des captures de Longue Ligne des croisières "Calmar" I à V et "Diaphus" I et II.

Prédateurs	Nb. C.S non vides examinés	occurrence Euphausiacés	Espèces	G.T.
G	107	7 %	T. tricuspidata T. cristata	2,0 - 2,5 3,5 - 5,0
YF	49	8 %	T. tricuspidata E. fallax T. cristata	2,0 - 3,0 2,0 - 2,5 5,0
SK	7	0	-	-
BE	9	11 %	T. cristata	6,0
LF	23	0	-	-
Divers	23	4 %	T. tricuspidata	2,5

On voit que l'occurrence des Euphausiacés chez ces grandes espèces est très faible, de 7 à 11 % pour les thonidés, nulle pour les Alepisaurus; de plus, ce groupe ne constitue jamais plus d'une fraction négligeable du volume total du contenu stomacal, de sorte que son importance directe pour les thons peut être considérée comme non significative, bien que les espèces

consommées soient de grande taille (genre Thysanopoda, G.T. 2,0 à 6,0). Or, on trouve fréquemment dans les estomacs des thons, d'autres crustacés de tailles très comparables à ces gros Euphausiacés, tels que Carides et Amphipodes, de sorte qu'on est conduit à penser que leur absence chez ces grands prédateurs est dûe au fait qu'ils n'occupent pas le même biotope que ceux-ci aux heures où ils s'alimentent. KING et IVERSEN (1962), PARIN (1968), estiment en effet que les thons ne chassent que de jour, ce qui semble confirmé par les tentatives infructueuses de pêches nocturnes effectuées par le laboratoire de Nouméa; PARIN (1968) remarque également que les thonidés capturent les poissons caractéristiques de la couche épipélagique inférieure (Paralepis, Chiasmodon, Alepisaurus, Bramidae, Gempylidae...) mais presque jamais ceux qui se trouvent liés à la DSL, et qui occupent pourtant de nuit cette même couche. Dès lors, il apparaît comme extrêmement probable (cf. LEGAND et coll. 1971 b) que le thon, distribué entre 0 et 400m, n'a accès qu'aux seules proies qui demeurent à ces profondeurs pendant le jour. Comme nous avons vu (cf. ch. Distributions Verticales) que les gros Euphausiacés, en particulier ceux du genre Thysanopoda, se situent en-dessous de 400m pendant le jour, et n'atteignent les couches plus superficielles peuplées par le thon que pendant les heures nocturnes où celui-ci ne s'alimente pas, la non coïncidence des biotopes doit être considérée comme la raison essentielle de l'absence de relations de prédation entre ces deux groupes.

3.1.3. Les Euphausiacés dans la nourriture des poissons capturés par les thons

Les auteurs ont souvent remarqué (cf. en particulier KING et IVERSEN 1962; LEGAND et coll. 1971 b) que les poissons dont se nourrissent les thons n'ont pratiquement aucun rapport avec ceux qui sont collectés au chalut pélagique dans les mêmes régions. Nous venons de voir que la non coïncidence des biotopes rend partiellement compte de cette disparité, les filets capturant surtout l'ichtyofaune liée à la DSL; on trouve cependant dans les récoltes IKMT les juvéniles des espèces que consomment les thons, mais les adultes échappent à cet engin. Une autre caractéristique de ces poissons ingérés par les thons réside dans leur extrême diversité, puisqu'ils se répartissent entre plus de 100 espèces (FOURMANOIR, sous presse).

On a examiné 299 contenus stomacaux de poissons pêchés à la Longue Ligne (107 G, 104 LF, 49 YF, 11 PBM, 9 BE, 7 SK et 12 divers), dans lesquels

on a trouvé 606 poissons identifiables; à ces 606 poissons, on a ajouté, afin de disposer d'un effectif plus abondant pour l'étude, 587 spécimens de S. diaphana, V. nimbaria et S. evermanni provenant du IKMT, portant à 1 193 le nombre de poissons, d'espèces consommées par les thons, disponibles pour l'analyse des contenus stomacaux. Le tableau 74 établit la liste des principaux représentants de ces poissons; on y indique également les nombres d'individus dont le contenu stomacal a été examiné, leur longueur moyenne et l'importance quantitative qu'ils représentent dans l'ichtyofaune ingérée, par les thons d'une part, par les Alepisaurus d'autre part.

On constate tout d'abord que seules 3 espèces, S. diaphana, V. nimbaria et S. evermanni sont communes avec celles capturées au IKMT (cf. tableau 69), cet engin ne collectant que les juvéniles des autres espèces, et de plus en nombre très limité. On note ensuite qu'une part importante des poissons sont chassés à la fois par les thons et par Alepisaurus; cependant, ce dernier consomme une grande quantité d'un Gempylidae (Diplospinus multistriatus) qui ne figure que moins abondamment chez les thons.

La figure 94 exprime la distribution en taille de ces poissons. On observe que les thons se nourrissent principalement de petits spécimens (10 à 60 mm), dont la taille est proche de ceux collectés au IKMT, auxquels s'ajoutent, dans la proportion de 10% environ, des proies plus volumineuses (60 à 130 mm). On a représenté à part la distribution en taille de Diplospinus multistriatus, consommé surtout par Alepisaurus (qui s'attaque en moyenne à des proies plus grosses que ne le font les thonidés, puisque Diplospinus et Alepisaurus juvéniles constituent près de 40% des poissons qu'il ingère).

Le tableau 74 expose également le rôle des Euphausiacés dans la nourriture des poissons qui sont la proie des thons et Alepisaurus de Longue Ligne; en faisant la somme des produits des colonnes (3) et (6) ou (4) et (6), on obtient une estimation globale de leur importance quantitative. Dans cette somme, il faut, de plus, tenir compte du fait que l'occurrence des Euphausiacés est en réalité plus élevée chez les gros Vinciguerria, Sternoptyx et Symbolophorus dont se nourrissent les thons, que dans les échantillons étudiés ici pour ces espèces, qui se composent en grande partie de plus petits individus provenant du IKMT.

TABLEAU 74. Poissons consommés par les thons et Alepisaurus de Longue Ligne : importance quantitative vis-à-vis de leurs prédateurs, et place des Euphausiacés dans leur nourriture.

Poissons (Identifications dues à P. FOURMANOIR)	Nb. CS vus (1)	Lm mm (2)	Importance thons (3)	Importance LF (4)	Les Euphausiacés dans leur nourriture occurrence (5)	Les Euphausiacés dans leur nourriture importance (6)
GEMPYLIDAE						
Diplospinus multistriatus	134	114	*	28 %	80 %	50 %
Nealotus tripes	18	64	7 %	5 %	28 %	2 %
Lepidocybium flavobrunneum	3	68			(7)	(7)
Gempylus serpens	3	115			(7)	(7)
Promethycthys prometheus	3	95			(8)	(8)
Nesiarchus nasutus	0	-			-	-
NASIDAE : (Naso)	11	27	9 %	-	0	0
BRAMIDAE						
Collybus drachme	56	42	11 %	2 %	57 %	20 %
Taractes asper	13	30			33 %	15 %
Pteraclis carolinus	15	51			67 %	20 %
LATILIDAE (Latilus, Caulolatilus, Hoplolatilus)	20	31	11 %	-	0	0
OSTRACIONIDAE (Lactoria diaphana, Ostracion, Rhinesomus)	1	14	9 %	-	(8)	(8)
CHAETODONTIDAE (Heniochus, Chaetodon, Centropyge)	23	20	6 %	-	0	0
CAPROIDAE (Antigonia)	4	29	3 %	-	(8)	(8)
CHIASMODONTIDAE						
Chiasmodon	4	39	3 %	-	0	0
Pseudoscopelus	12	81				
PARALEPIDIDAE						
Paralepis et Macroparalepis	14	120	2 %	2 %	86 %	70 %
Stemonosudis	1	168			(8)	(8)
Lestidiops	7	110				
ALEPISAURIDAE (Alepisaurus juvéniles)	24	101	2 %	12 %	8 %	2 %

(suite du tableau page suivante)

ANOPLOGASTRIDAE (Anoplogaster)	23	28	2 %	5 %	4 %	2 %
GONOSTOMIDAE (Vinciguerria)	113 (9)	33	-	7 %	40 %	20 %
STERNOPTYCHIDAE (Sternoptyx)	461 (9)	16	12 %	16 %	28 %	25 %
MYCTOPHIDAE (Symbolophorus)	100 (9)	28	3 %	-	60 %	50 %
Autres espèces (10)	130	-	20 %	23 %	21 %	10 %
T o t a l :	1 193	-	100 %	100 %	-	-

* des otolithes de Diplospinus ont été trouvés dans des estomacs de thons, mais l'état de digestion très avancée des contenus stomacaux ne permet pas de préciser quantitativement leur rôle.

(1) non compris les estomacs vides.

(2) longueur moyenne, en mm .

(3) et (4) pourcentages en nombre représentés par les diverses espèces par rapport au total des poissons consommés par les thons et Alepisaurus (Thons = G, YF et BE).

(5) pourcentage d'occurrence des Euphausiacés dans leurs estomacs.

(6) estimation du pourcentage de leur nourriture totale représenté par les Euphausiacés (en volume). Cette estimation est inférieure à celle obtenue en considérant les poids.

(7) effectifs insuffisants. Euphausiacés présents.

(8) " " " absents.

(9) y compris des spécimens capturés au IKMT.

(10) parmi ces espèces diverses :

- on a trouvé des Euphausiacés chez (nombre d'estomacs contenant des Euphausiacés/nombre total d'estomacs non vides examinés) :
  Acropoma (1/1), Actinoberyx (1/2), Anthias (2/30), Aphanopus (2/3), Benthodesmus (3/3), Beryx (1/1), Caranx (1/2), Cubiceps (6/12), Desmodema (1/4), Emmelichthys (2/2), Priacanthus (1/2), Pristipomoides (2/3 Scombrolabrax (1/5), Scopelarchus (5/5), Stolephorus (1/2), Synagrops (1/2)

- on n'a pas trouvé d'Euphausiacés chez (nombre d'estomacs non vides analysés
  Acanthurus (1), Arethron (2), Balistes (9), Caristius (4), Champsodon (1), Decapterus (1), Diretmus (3), Etelis (1), Gephyroberyx (1), Grammatonotus(1 Idiacanthus (1), Lophius (1), Odontomacrurus (3), Phalacomacrurus (1), Pontinus (1), Pristigeynis (1), Psennes (6), Ranzania (1), Remora (2), Scombrosphyraena (1), Tetraodon (2), Trachichtodes (1), Uranoscopus (1), Uraspis (1).

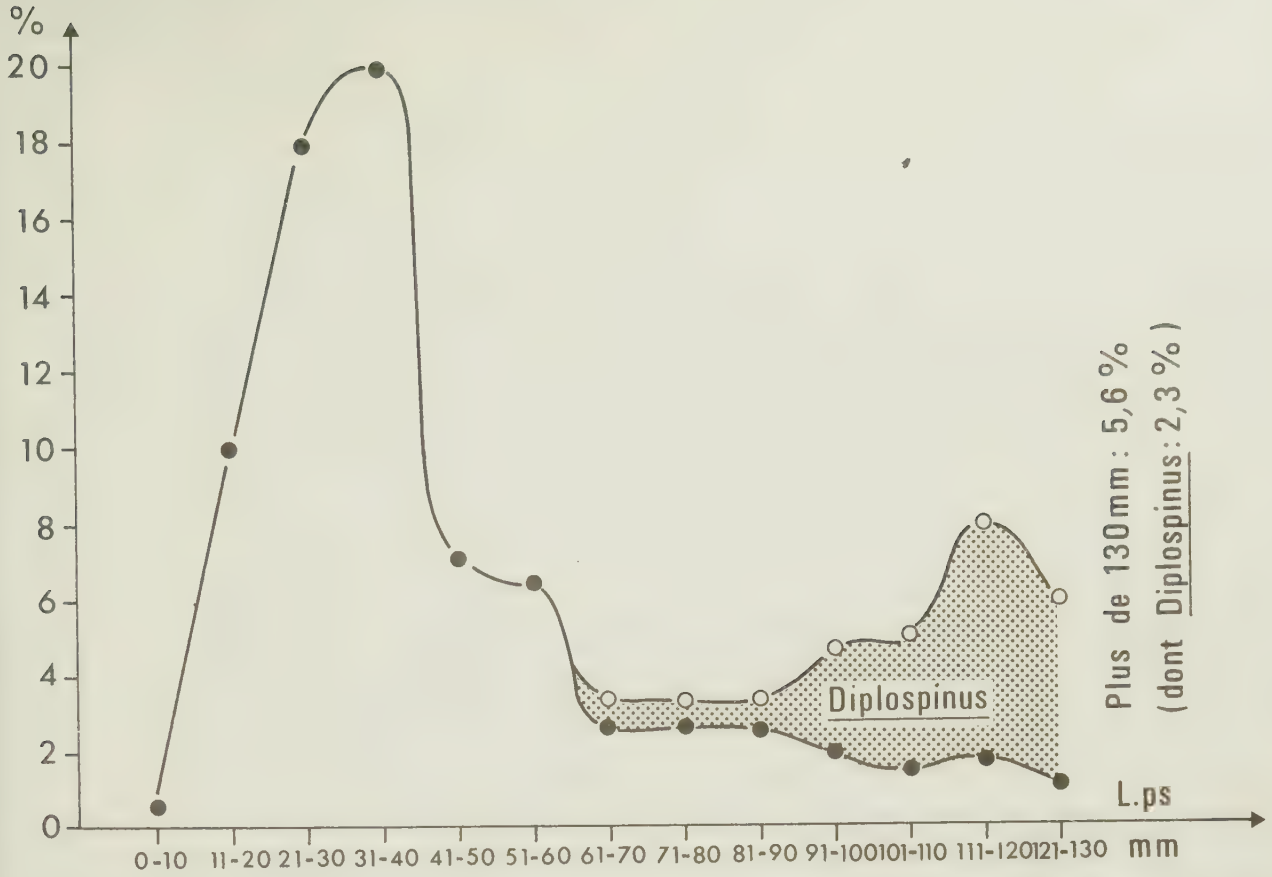
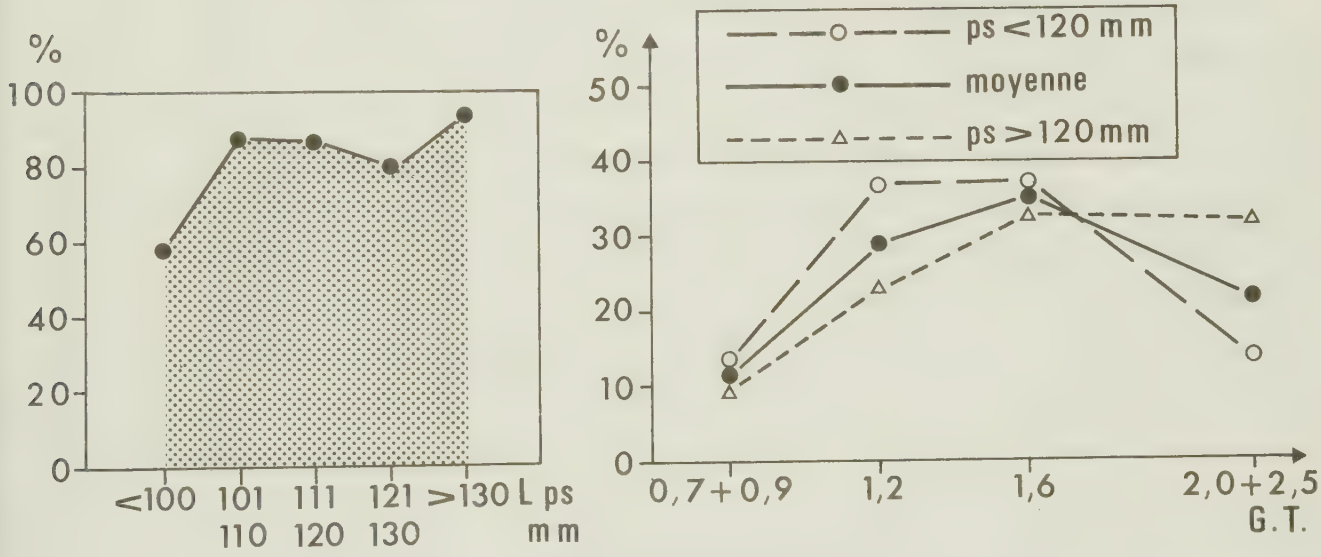


Fig. 94 - Distribution en tailles des poissons trouvés dans les estomacs des thons et Alepisaurus.



A - Occurrence des Euphausiacés en fonction de la taille.

B - Tailles des Euphausiacés consommés.

Fig. 95 - Les Euphausiacés dans la nourriture de Diplospinus multistriatus.

Au total, l'analyse de 1 193 contenus stomacaux conduit à la conclusion que les Euphausiacés constituent environ 10% en volume de la nourriture des poissons consommés par les thons; cette contribution s'élève à 20% environ pour les proies d'Alepisaurus, en raison de la part fondamentale qu'ils assument dans la nourriture de Diplospinus.

Parmi cette ichtyofaune capturée par les thons et Alepisaurus, les principaux prédateurs des Euphausiacés s'avèrent être : Diplospinus multistriatus, les Bramidae (Collybus, Taractes, Pteraclis),les Paralepididae (Paralepis, Macroparalepis), Vinciguerria, Sternoptyx, et Symbolophorus. D'autres espèces (cf. note (10) du tableau 74) en consomment aussi, mais leurs effectifs très réduits n'en autorisent pas une étude détaillée. Comme par ailleurs nous avons déjà examiné la prédation de Vinciguerria, Sternoptyx et Symbolophorus vis-à-vis des Euphausiacés, il nous reste à analyser celle de Diplospinus, des Bramidae et des Paralepididae.

* Diplospinus multistriatus : on dispose des contenus stomacaux de 134 poissons extraits de 20 estomacs d'Alepisaurus; 108 d'entre eux contiennent des Euphausiacés, soit 80%. Cette occurrence apparaît toutefois plus faible chez les Diplospinus de moins de 100mm (fig. 95 A). En moyenne, nous estimons que les Euphausiacés représentent environ 50% en volume (70% en poids) de la nourriture de l'espèce, qui chasse également des Copépodes, Amphipodes, céphalopodes et poissons. Les tailles des spécimens ingérés se répartissent de la manière indiquée sur la figure 95 B; de plus, on constate une tendance des plus gros poissons à capturer des Euphausiacés de plus grande taille (fig. 95 B) :

G.T. Euphausiacés / Longueur poissons mm	0,7 + 0,9	1,2	1,6	2,0 + 2,5
⩽100 mm	20 %	44 %	21 %	15 %
101–110 mm	5 %	47 %	41 %	7 %
111–120 mm	14 %	19 %	48 %	19 %
121–130 mm	12 %	32 %	28 %	28 %
>130 mm	7 %	15 %	41 %	37 %

L'examen des espèces consommées montre que 95% d'entre elles appartiennent aux genres Stylocheiron et Nematoscelis :

Espèces consommées	Nb.	%
S. abbreviatum - S. maximum	156	58 %
S. longicorne	25	9 %
S. carinatum	12	4 %
Stylocheiron indéterminés	9	3 %
N. microps - N. gracilis	56	21 %
E. fallax	7	3 %
E. diomedae	1	
T. tricuspidata	1	

Autrement dit, Diplospinus se nourrit presque uniquement sur les espèces dont les limites verticales supérieures diurnes sont les moins profondes; ceci suggère qu'il n'exerce une prédation, vis-à-vis des Euphausiacés, que de jour dans les 200 ou 300 premiers mètres. En effet, si on calcule la répartition spécifique de la faune correspondant au spectre des tailles des proies de Diplospinus (tableau 75), on constate bien que :

. tous les Euphausiacés trouvés dans les estomacs de Diplospinus appartiennent à des espèces présentes de jour dans la couche 0-200m;
. inversement, tous les Euphausiacés peuplant de jour les 200 premiers mètres figurent parmi les proies de Diplospinus, à l'exception de E. tenera (très petit pour ce prédateur qui s'attaque à des organismes de plus grande taille) et N. tenella (qui a pu être confondu avec N. microps).

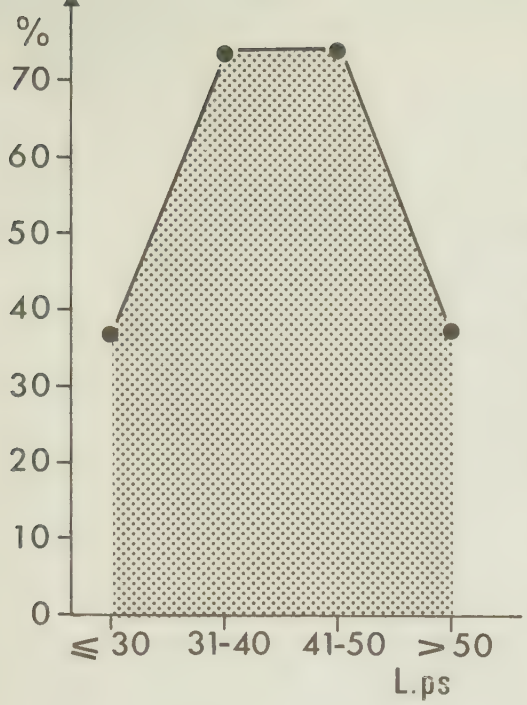
* Paralepididae : les genres Paralepis et Macroparalepis de cette famille doivent sans aucun doute être considérés comme utilisant abondamment les Euphausiacés pour leur nutrition. Toutefois, le très petit nombre d'estomacs qui ont pu être analysés ne permet pas d'en entreprendre une étude détaillée. Ces poissons échappent tous au IKMT dès qu'ils atteignent une longueur de 80mm environ, de sorte que nous n'avons pas pu examiner plus de 14 spécimens provenant des estomacs de thons. 12 d'entre eux renferment des Euphausiacés, qui représentent environ 80% en volume du contenu stomacal; tous ceux-ci appartiennent aux espèces S. maximum, S. abbreviatum et N. microps-N. gracilis ceci conduit à penser que, comme Diplospinus, les Paralepis et Macroparalepis exercent principalement leur prédation de jour dans les 200 ou 300 premiers mètres.

TABLEAU 75. Répartition en espèces de la faune des Euphausiacés correspondant à la gamme des tailles des proies de Diplospinus (par immersions diurnes croissantes).

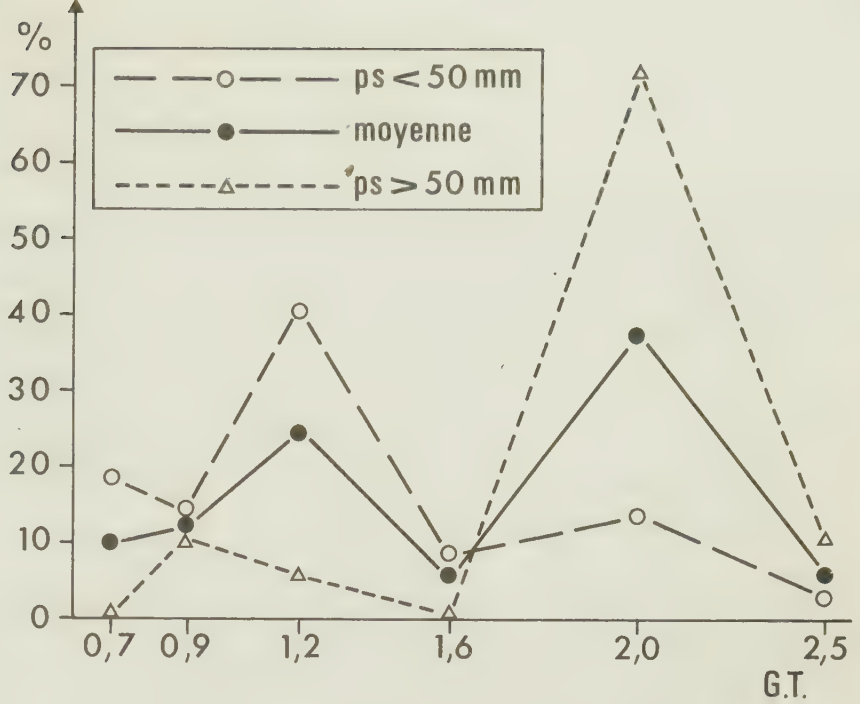
Espèces	Limite supérieure diurne (m)	% dans le milieu	% dans les C.S. de Diplospinus
E. tenera	0	1 %	0
S. carinatum	0	0,2 %	4 %
S. longicorne	50	0,6 %	8 %
S. affine	50	0,5 %	ε
S. abbreviatum	50	5 %	52 %
S. maximum	150		
N. tenella	150	10 %	0
N. microps	200	13 %	19 %
N. gracilis			
E. diomedae	50 à 300	43 %	ε
T. tricuspidata	300	7 %	ε
T. aequalis	300	9 %	0
S. elongatum	300	0,3 %	0
E. paragibba	400	4 %	0
T. orientalis	400	3 %	0
T. monacantha	400		
T. pectinata	400		
N. boopis	400	3 %	0
B. amblyops	600	0,5 %	0

* Bramidae : les Euphausiacés constituent environ 20% en volume (22% en poids) de la nourriture de cette importante famille; leur position vis-à-vis des 3 genres principaux Collybus, Taractes et Pteraclis figure dans le tableau 74. Compte tenu des effectifs relativement faibles, on a groupé les données au niveau de l'analyse, le comportement des différents genres à l'égard des Euphausiacés se révèlant similaire.

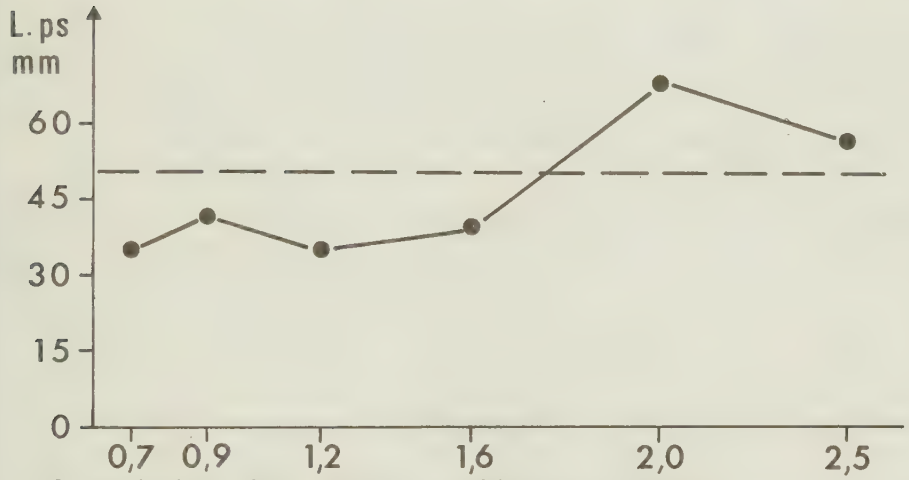
Au total, on dispose de 84 estomacs provenant de poissons trouvés dans 44 estomacs de thons et Alepisaurus de Longue Ligne; 46 contiennent des Euphausiacés, soit 55% en moyenne, l'occurrence étant toutefois la plus élevée pour les tailles moyennes de prédateurs (fig. 96 A).



A _ Occurrence des Euphausiacés en fonction de la taille.

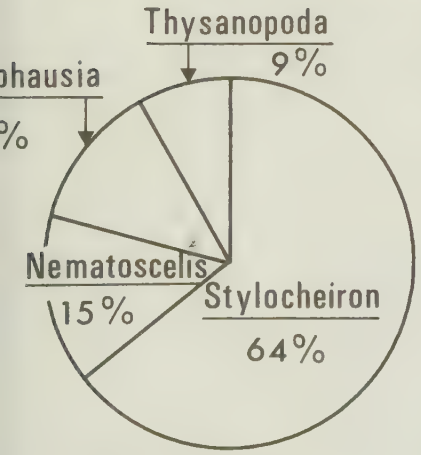


B _ Tailles des Euphausiacés consommés.

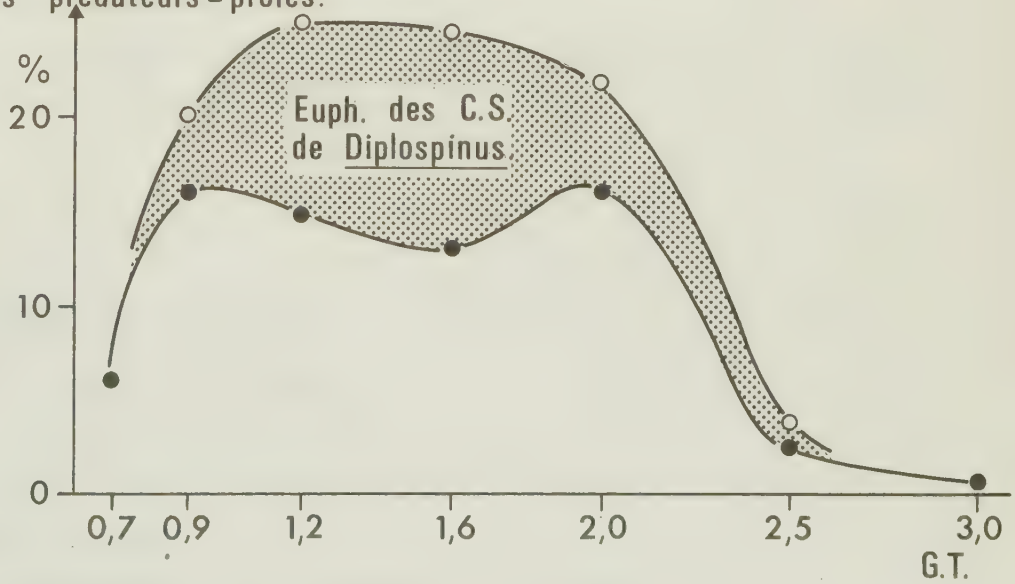


C _ Relation des tailles prédateurs - proies.

Fig. 96 _ Les Euphausiacés dans la nourriture des Bramidae.



Importances relatives des genres capturés.



B _ Tailles des Euphausiacés consommés.

Fig. 97 _ Bilan de la prédation exercée vis à vis des Euphausiacés par les poissons trouvés dans les estomacs des thons et Alepisaurus.

La répartition en tailles des organismes ingérés (fig. 96 B) fait apparaître une bimodalité dont les maxima sont centrés sur les G.T. 1,2 et 2,0; l'examen des tailles correspondantes des prédateurs met en évidence une relation entre les deux distributions :

G.T. Euphausiacés / Longueur poissons	0,7	0,9	1,2	1,6	2,0	2,5 3,0
⩽30 mm	29 %	7 %	57 %	7 %		
31-40 mm	15 %	24 %	35 %	6 %	18 %	3 %
41-50 mm	12 %	12 %	30 %	15 %	23 %	8 %
>50 mm	0	12 %	6 %	0	72 %	10 %

En calculant la longueur moyenne des poissons ayant absorbé des Euphausiacés des différents G.T. (fig. 96 C), on observe également un changement de régime pour les poissons dépassant la longueur de 50 mm environ :

Longueur moyenne des poissons ayant ingéré des G.T. 0,7 : 34 mm
" " " " " " " " 0,9 : 43 mm
" " " " " " " " 1,2 : 35 mm
" " " " " " " " 1,6 : 39 mm
" " " " " " " " 2,0 : 70 mm
" " " " " " " " 2,5-3,0: 56 mm

L'analyse des espèces consommées confirme ce changement de régime; le tableau ci-dessous indique la répartition spécifique de l'ensemble des Euphausiacés utilisés :

Espèces	Nb.	%
S. suhmii, S. carinatum S. affine, S. longicorne	20	36 %
S. abbreviatum - S. maximum	24	
N. microps - N. gracilis	12	10 %
T. tricuspidata	57	54 %
T. monacantha	2	
E. diomedae - E. tenera	5	
E. fallax	3	

Toutefois, on constate une différence très marquée entre les poissons de petite taille, consommant surtout des Stylocheiron et des Nematoscelis et ceux de grande taille qui s'attaquent aux gros Thysanopoda :

Espèces ingérées \ Longueur poissons	⩽30mm	31-40 mm	41-50 mm	>50 mm
Stylocheiron Nematoscelis	64 %	63 %	69 %	15 %
Thysanopoda Euphausia	36 %	37 %	31 %	85 %

Ainsi, toutes les données concernant la prédation des Euphausiacés par les Bramidae tendent à établir une distinction entre les poissons de moins de 50 mm, capturant surtout des Nematoscelis et Stylocheiron des G.T. 0,7/0,9/1,2 mais faisant par ailleurs largement appel aux Copépodes, Amphipodes, Ostracodes et autres petits crustacés, et ceux de plus de 50mm chez qui les Euphausiacés, représentés essentiellement par de gros spécimens du genre Thysanopoda (T. tricuspidata), constituent une part encore plus importante des ressources alimentaires.

3.1.4. Bilan sur le rôle des Euphausiacés vis-à-vis des thons de Longue Ligne

Au terme de cette étude, il convient de dresser un bilan d'ensemble, précisant les rôles qualitatif et quantitatif assumés par les Euphausiacés dans la chaîne alimentaire conduisant aux grands thonidés pélagiques.

Les 919 Euphausiacés identifiés dans les estomacs de poissons ingérés par les thons et Alepisaurus se répartissent ainsi qu'il est indiqué dans le tableau 76. On voit (fig. 97 A) que le genre Stylocheiron (64%) vient largement en tête, suivi du genre Nematoscelis (15%); au contraire, les genres Euphausia et Thysanopoda ne s'inscrivent que pour 12% et 9% respectivement. Autrement dit, les poissons qui sont les proies des thons s'attaquent principalement aux organismes demeurant les plus superficiels pendant la période diurne, alors que les espèces migratrices liées à la DSL (Euphausia) se situent pendant le jour à des profondeurs trop grandes pour leur être accessibles; cet état de fait les conduit à dépendre surtout d'espèces carnivores (Stylocheiron), alors que l'ichtyofaune liée à la DSL se nourrit pour une large part d'espèces omnivores (Euphausia).

TABLEAU 76. Distribution spécifique des Euphausiacés consommés par les poissons trouvés dans les estomacs des thons et Alepisaurus.

Espèces	%
S. abbreviatum	35,3
S. maximum	3,2
S. longicorne	18,6
S. carinatum	4,4
S. suhmii	1,4
S. elongatum	0,6
S. affine	0,4
S. microphthalma	0,1
Total Stylocheiron	64,0
N. microps - N. gracilis	14,8
N. tenella	0,4
Total Nematoscelis	15,2
E. fallax	9,9
E. diomedae	1,5
E. tenera	0,6
Total Euphausia	12,0
T. tricuspidata	8,3
T. monacantha	0,4
Total Thysanopoda	8,7

Ainsi, l'analyse approfondie des Euphausiacés utilisés par les poissons micronectoniques fait apparaître que les chaînes alimentaires conduisant aux thons de Longue Ligne sont largement indépendantes, depuis les niveaux relativement bas du zooplancton, de celles qui concernent le micronecton migrateur responsable de la DSL : elles s'avèrent tributaires de phénomènes plus superficiels, se déroulant dans les 300 ou 400 premiers mètres, et n'ont que peu de rapports avec la faune migratrice, capturée par les filets ou chaluts pélagiques, qui atteint pendant la période diurne des profondeurs plus considérables.

La répartition en tailles de ces Euphausiacés (fig. 97 B) exprime une dominance des organismes de 9mm (G.T. 0,9) à 20mm (G.T. 2,0) de long. Les individus de plus grande taille paraissent inaccessibles aux poissons, de dimensions généralement modestes (cf. fig. 94), consommés par les thons.

Quantitativement, la figure 98 schématise la participation des Euphausiacés aux chaînes alimentaires qui aboutissent aux thons de Longue Ligne : ne constituant pour ceux-ci qu'une ressource directe négligeable (ε), ils représentent par contre 50% environ en volume des aliments de Diplospinus multistriatus, qui compose à lui seul 15% des proies d'Alepisaurus; nous avons estimé par ailleurs qu'ils s'inscrivent pour 10% environ en volume du total des ressources alimentaires des poissons qui sont à leur tour capturés par les thons, fournissant à ceux-ci près de la moitié (45%) de leur subsistance. Ainsi, bien que ne pouvant prétendre qu'à un rôle direct insignifiant vis-à-vis des thonidés de Longue Ligne, les Euphausiacés n'en assument pas moins un rôle indirect notable dans les chaînes alimentaires qui y mènent.

3.2. Les bonites de traîne

Les Skipjack, Euthynnus (Katsuwonus) pelamis, figurent parmi les ressources principales du Pacifique, et présentent des perspectives commerciales favorables. En Nouvelle-Calédonie, leur pêche est encore peu développée et n'est actuellement pratiquée que par quelques bonitiers venus de Polynésie. Les bancs se rencontrent en surface au large du grand récif (approximativement 22° Sud 166° Est), et sont pêchés à la canne pendant la matinée (09h à 12h). Les individus de ces bancs se trouvent en cours de première maturation génitale (GRANDPERRIN, communication personnelle) et mesurent entre 40 et 52cm (poids : environ 1,5 kg); ils sont donc sensiblement plus jeunes que ceux capturés à la Longue Ligne (50-70cm).

On a analysé les contenus stomacaux de 407 bonites provenant de 7 sorties effectuées du 26/1 au 16/3/71 (tableau 77). De grandes différences apparaissent entre les divers prélèvements :
- sorties du 26/1 et du 2/2 : les estomacs sont très pleins (fig. 99 B), le contenu stomacal peu digéré; au niveau 1 (partie distale), on trouve uniquement des Euphausiacés; en 2 (partie médiane), un mélange d'Euphausiacés, de poissons et de céphalopodes; en 3 (partie proximale), seulement ces deux derniers groupes. Le contenu stomacal est en cours de digestion en 3, peu digéré en 2, très frais en 1.

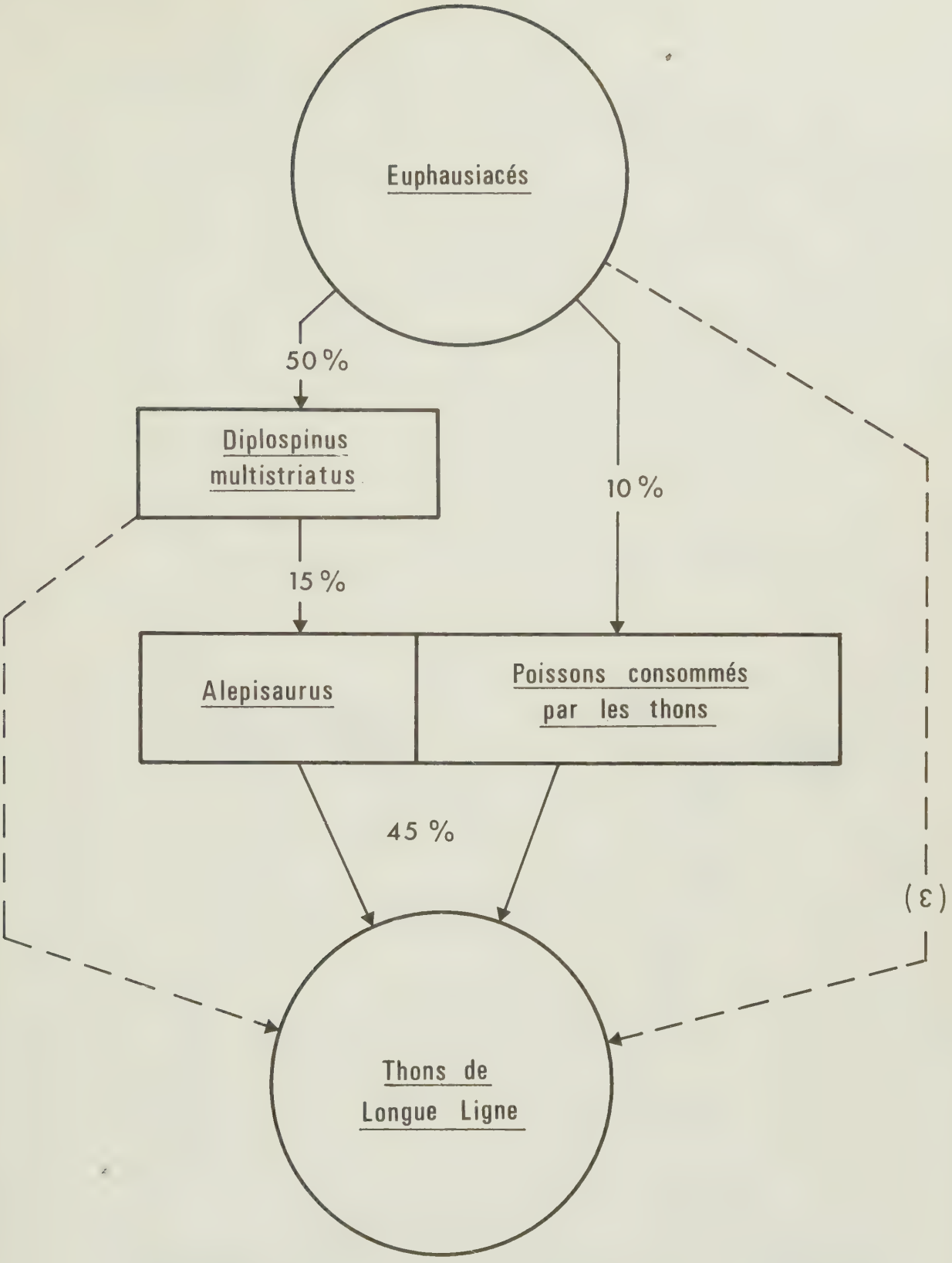


Fig. 98_ Position des Euphausiacés dans les chaines alimentaires conduisant aux grands Thonidés pélagiques.

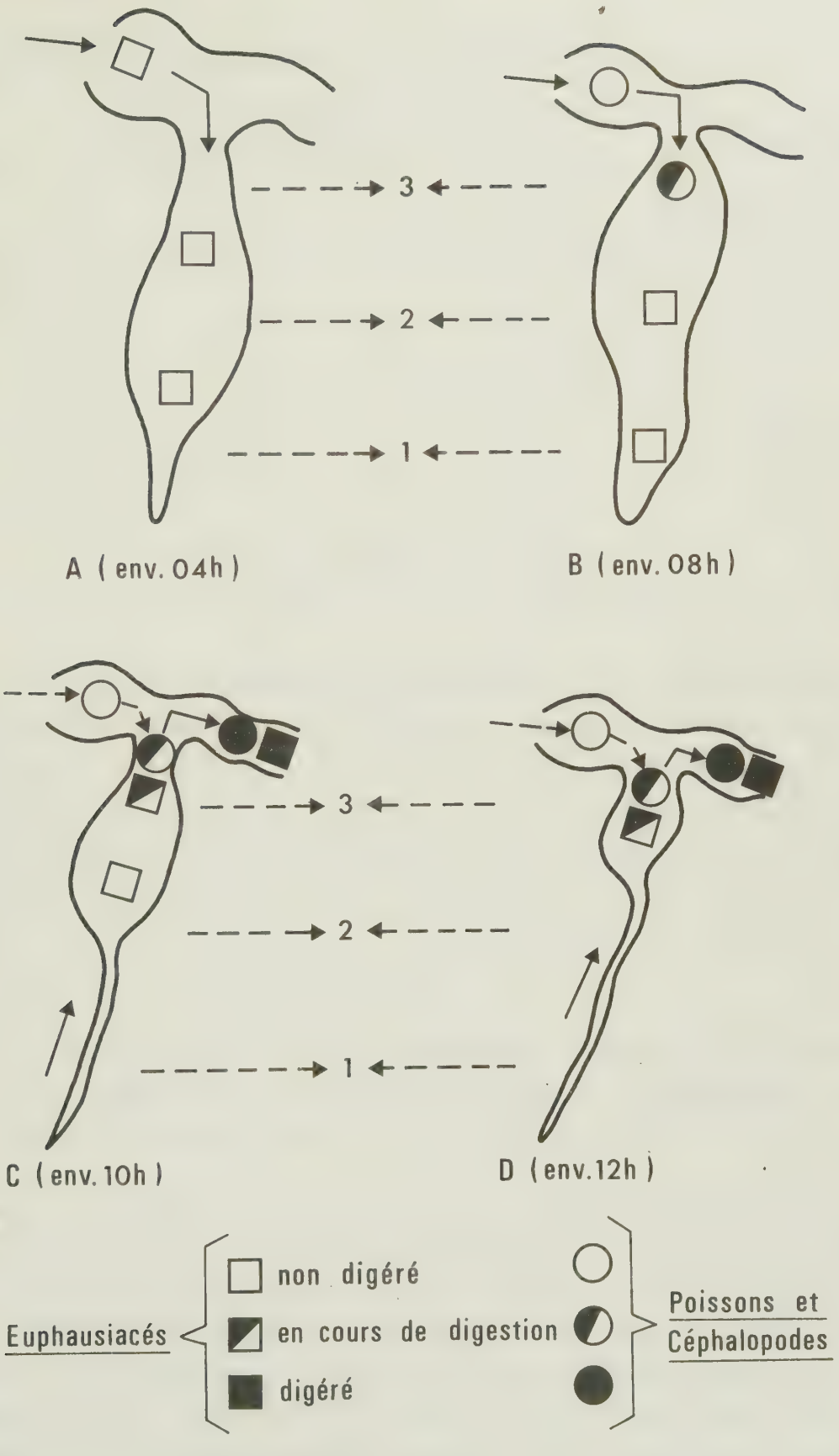


Fig. 99_ Schéma de la nutrition chez les Bonites.

TABLEAU 77. Matériel utilisé pour l'étude de l'alimentation des bonites.

Date	heure approximative de début de pêche	Nombre d'estomacs non vides analysés	Les Euphausiacés des C.S	
			occurrence	importance en poids
26.1.71	09 h.	91	100 %	90 %
2.2.71	10 h.	86	100 %	66 %
9.2.71	12 h.	15 *	0	0
18.2.71	12 h.	23	39 %	2 %
24.2.71	11 h.	65	11 %	1 %
3.3.71	12 h.	60	8 %	1 %
16.3.71	12 h.	67	36 %	3 %
	* 83 % des estomacs étaient vides.			

Au total, les Euphausiacés constituent 90% et 66% respectivement de la nourriture ingérée par les bonites de ces deux prélèvements (en poids).
- sorties des 9/2, 18/2, 24/2, 3/3 et 16/3 : les estomacs sont beaucoup moins pleins (fig. 99 D) et on observe une constriction des niveaux 1 et 2, qui ne contiennent aucun aliment. Des restes de nourriture, principalement des poissons et céphalopodes, demeurent au niveau 3, dans un état avancé de digestion. Les Euphausiacés, sous forme de quelques débris d'yeux et de pattes, ne représentent que 1 à 3% du total.

Qualitativement, tous les Euphausiacés trouvés dans les estomacs des bonites appartiennent aux espèces E. fallax ou T. tricuspidata, des G.T. 1,6 à 2,5 (Longueur moyenne : 20 mm environ).

Ces observations permettent de proposer la séquence suivante pour la nutrition des bonites (en collaboration avec R. GRANDPERRIN; cf. fig. 99) : les Euphausiacés sont consommés en fin de nuit (vers 04h) avant qu'ils ne s'enfoncent, et stockés en 1 et 2 (fig. 99 A). Après le lever du jour, les proies qui demeurent en subsurface (poissons et céphalopodes) viennent s'accumuler en 2 et 3 (fig. 99 B); ce stade, correspondant à 08h - 09h, a été constaté au cours des deux premières pêches. Puis, les proies disponibles se faisant de plus en plus rares, le rythme d'ingestion diminue, et la digestion du stock accumulé, qui se produit principalement en 3, s'intensifie (fig. 99 C et D); le contenu stomacal remonte par suite de la constriction des niveaux

1 puis 2. Pendant toute cette phase, les quelques poissons et céphalopodes capturés sont digérés au fur et à mesure de leur ingestion, en 3 : ce stade a été noté au cours des 5 dernières pêches, effectuées vers 11h - 12h.

Les grandes différences observées en fonction de l'heure de capture des animaux s'expliquent par la rapidité de leur digestion : NAKAMURA (1961) estime à 90 minutes la durée du transit intestinal des Skipjack. Ainsi, on ne trouve des Euphausiacés dans les estomacs vers 10 heures du matin que grâce au phénomène du stockage, mais lorsque le rythme d'ingestion décroit par suite de la raréfaction de la nourriture disponible, la digestion s'intensifie et les fait disparaitre très rapidement : vers 12 heures, il n'en reste pratiquement plus.

On peut donc considérer que les Euphausiacés constituent une ressource alimentaire de première importance pour les bonites, qui les consomment en grande quantité, vraisemblablement en fin de période nocturne; bien qu'une évaluation quantitative soit délicate à établir à partir de données limitées, nous estimons qu'ils représentent 30 à 50% de la nourriture totale de ces thonidés.

4. Importance des Euphausiacés pour d'autres espèces commerciales :

Comme nous l'avons déjà souligné, les ressources pélagiques du Pacifique sud sont encore très peu exploitées, et même très mal recensées dans la plupart des cas; il découle de ce fait que la biologie, et en particulier la nutrition, des poissons pélagiques susceptibles de présenter un intérêt commercial est à peu près inconnue. Il ne nous sera donc pas possible de définir le rôle des Euphausiacés vis-à-vis de ces espèces; toutefois, la part fondamentale qu'ils assument dans la nourriture de leurs homologues des mers tempérées (hareng, morue, saumon etc...) permet de penser que les clupéidés ou carangidés des mers tropicales y ont aussi largement recours pour couvrir leurs besoins alimentaires.

L'analyse de données, malheureusement succintes, concernant la nutrition d'un carangidé pêché en Polynésie, Selar crumenophthalmus (noms vernaculaires Tahitiens dépendant du stade : "Ature" de 15 à 21cm environ, "Aramea" de 21 à 29cm, "Orare" à 30cm et plus) confirme ces hypothèses. Sur 26 estomacs non vides examinés, 8 contiennent des Euphausiacés, parfois en nombres considérables : de ces 8 contenus stomacaux, on a retiré 500 T. tricuspidata de

grande taille (1,6-2,0); quelques E. diomedae sont également présents. Bien qu'aucune conclusion précise ne puisse être tirée de ces trop brèves observations, celles-ci fournissent la preuve que les Euphausiacés occupent une place, sans doute importante, dans les chaînes alimentaires qui aboutissent à certains poissons d'intérêt économique.

5. Conclusions sur la participation des Euphausiacés aux chaînes alimentaires du Pacifique équatorial et tropical :

- Qualitativement, l'analyse des espèces d'Euphausiacés des contenus stomacaux de poissons conduit à admettre une large indépendance, depuis les niveaux trophiques relativement bas du zooplancton, des chaînes alimentaires qui concernent :

. d'une part, l'ichtyofaune micronectonique, généralement migratrice et liée à la DSL (Lampanyctus, Diaphus, Triphoturus, Lepidophanes, Symbolophorus etc...) fournissant la presque totalité des récoltes IKMT de poissons (2-10cm), qui s'alimente aussi bien sur les Euphausiacés migrateurs (Euphausia) trouvés de jour en profondeur et de nuit en surface, que sur les espèces sédentaires (Stylocheiron) rencontrées au cours des migrations verticales; elle s'attaque principalement aux organismes de petite taille (G.T. 0,7 à 1,6);

. d'autre part, les thonidés de Longue Ligne (Germon, Yellowfin, Bigeye), dont la consommation directe d'Euphausiacés est négligeable, et qui se nourrissent sur une ichtyofaune plus superficielle (0-300m); ces poissons (Gempylidae, Bramidae, Paralepididae...), exerçant une prédation essentiellement diurne, n'ont accès qu'aux espèces sédentaires (Stylocheiron) dont les limites supérieures des distributions se situent, de jour, moins profondément que celles des formes migratrices. Les Euphausiacés concernés se répartissent dans les classes de tailles moyennes (G.T. 0,9 à 2,0).

Enfin, les Euphausiacés migrateurs de grande taille (Thysanopoda, Euphausia fallax) des G.T. 1,6 à 2,5, sont utilisés, notamment en fin de période nocturne avant leur descente en profondeur, par des prédateurs de tailles intermédiaires entre celles des poissons micronectoniques (2-10cm) et celles des grands thonidés de Longue Ligne (plus de 60cm) : Bonites, Carangues et sans doute de nombreux autres poissons d'intérêt commercial, encore inexploités.

- Quantitativement, nous avons montré que les Euphausiacés représentent :

. 8% environ en volume (davantage en poids) des ressources alimentaires totales de l'ichtyofaune micronectonique (2-10cm), qui compose plus de la moitié des récoltes IKMT, liée pour une large part à la DSL. D'autres éléments du micronecton (Carides, céphalopodes) y ont également recours.

. 10% environ en volume de la nourriture des poissons, plus superficiels, qui constituent près de la moitié des proies des thons de Longue Ligne

.30 à 50% des aliments des bonites de traîne

. une ressource sans aucun doute importante pour d'autres poissons d'intérêt commercial, Carangidés notamment.

—

CONCLUSIONS GENERALES

Le Pacifique équatorial et sud tropical constitue un domaine encore très mal connu sur le plan de la biologie, et même de la zoogéographie des organismes planctoniques; les quelques centaines de stations qui y ont été effectuées au total par diverses expéditions, disposant de moyens disparates, apparaissent absolument insuffisantes. En regard des données disponibles jusqu'ici, les croisières accomplies depuis 1964 par le N.O. "Coriolis" du Centre ORSTOM de Nouméa représentent un apport considérable, tant par leur nombre (une trentaine de campagnes principales), que par l'homogénéité des techniques mises en oeuvre, la permanence des programmes de recherche, la densité des prélèvements et l'obtention simultanée d'un grand nombre de paramètres, depuis les mesures physico-chimiques jusqu'à la pêche au thon.

Parmi ce matériel abondant, on a sélectionné plus de 600 récoltes de plancton et de micronecton à partir desquelles ont été étudiées la distribution et la biologie de l'un des groupes les plus importants, les Euphausiacés, dont l'intérêt réside à la fois dans l'abondance (près de 10% de la biomasse macroplanctonique totale), et dans le rôle qu'ils assument dans l'économie des régions équatoriales et tropicales.

Méthodes

En raison des difficultés d'échantillonnage d'un groupe pélagique participant à la fois du plancton et du micronecton, on a tout d'abord soumis les méthodes de récolte à une étude critique aussi poussée que possible. Ayant choisi l'engin qui s'est avéré le meilleur compromis actuellement disponible pour cette recherche (Midwater trawl Isaacs-Kidd 10 pieds ou IKMT), on a :

- d'une part, établi avec le maximum de précision les caractéristiques des stations, telles que profondeur atteinte (par Bathykymograph), profil du trait (par Depth-Distance-Recorder), vitesses de filtration au cours des diverses phases du trajet etc...

- d'autre part, déterminé la déformation de l'échantillon obtenu par rapport à la population réellement en place. Pour cela, on a défini la sélectivité du IKMT, à la fois par rapport à celle de filets à plancton classiques, et par référence à des considérations théoriques d'ordre biologique permettant l'évaluation des coefficients de correction à appliquer pour estimer la population réelle. On conclut de cette analyse que, si les plus gros Euphausiacés

sont bien capturés par le IKMT, une fraction infime, sans doute à peine 1%, des plus petits (longueur de l'ordre de 10 mm) est seule collectée; on fournit une estimation du pourcentage de chaque groupe de tailles qui est retenu par le filet.

Au laboratoire, on a mis au point une technique de détermination automatique de groupes de tailles, donnant de façon rigoureusement reproductible une image de la structure des tailles (âges) des populations à partir de grands échantillons pour lesquels il était impensable d'envisager la mesure individuelle des organismes; grâce à cette technique, on a pu disposer d'un matériel considérable, plus de 400 000 spécimens identifiés du double point de vue de l'espèce et de la taille.

L'analyse des effectifs de séries d'échantillons a montré que, dans la plupart des cas, les distributions suivent des lois autres que la Normale; par conséquent, il s'avère presque toujours nécessaire de normaliser les distributions avant de pouvoir appliquer les tests statistiques.

Zoogéographie

On a reconnu au total 34 espèces, dont les répartitions, jusqu'ici fixées seulement dans leurs grandes lignes, sont précisées. Quantitativement, à partir des coefficients de correction calculés précédemment, on a évalué l'importance des différents genres dans la population en place; Euphausia domine largement (63%), suivi de Stylocheiron (25%), Nematoscelis (9%) Thysanopoda (3%) et Nematobrachion (0,4%); le genre Bentheuphausia (B. amblyops), bien que représenté par 1 200 spécimens dans nos récoltes, ne constitue qu'une faible part de l'ensemble.

Le fractionnement systématique des échantillons en groupes de tailles, a permis de calculer pour chaque espèce un indice de taille moyenne, dont dépend directement le pourcentage moyen des individus retenus par le IKMT.

Le matériel examiné a autorisé l'analyse faunistique approfondie de 5 grandes régions :

- Pacifique équatorial ouest ("région A") : 170° E
- Pacifique tropical sud-ouest ("région B") : 170° E - 15/25° S
- Pacifique équatorial central ("région C") : 135/155° W
- Pacifique tropical central sud ("région D"): 130/145° W - 15/25° S
- Pacifique équatorial est ("région E") : 92/140° W.

Quantitativement, on observe que la zone équatoriale est systématiquement plus riche que les tropiques; de plus, on constate que l'abondance des populations augmente d'est en ouest dans les zones tropicales, et d'ouest en est sur l'équateur. Le contraste s'avère très accusé entre les régions pauvres (zone D : 115 individus par station) et celles qui bénéficient de sources d'enrichissement, telle que la divergence équatoriale (zone C : 1 032 individus par station).

Qualitativement, on a mis en évidence une double évolution faunistique :
- du sud vers le nord, on note le remplacement progressif des espèces à affinités tropicales par celles caractéristiques du système équatorial;
- selon un axe est-ouest sur l'équateur, la composition spécifique des populations marque des transitions suffisamment claires pour qu'on puisse identifier une faune Ouest, une faune Est et une faune Transpacifique.

On a par ailleurs établi que la proportion des individus de petite taille est d'autant plus élevée que la région considérée est plus riche, ceci impliquant une différence dans la signification trophique des divers peuplements.

Hétérogénéité des répartitions

Les caractéristiques des distributions ont été définies pour deux types de répartition :

- d'une part, on a déterminé la nature des essaims rencontrés chez E. diomedae, S. abbreviatum et T. tricuspidata; d'après nos données, les deux premières espèces semblent constituer des rassemblements de grande taille, composés de quelques centaines de milliers d'individus, qui regroupent à certaines heures environ la moitié de la population totale. T. tricuspidata ne présente ce comportement qu'à une échelle moindre; ses essaims ne sont le fait que de quelques milliers d'organismes, n'excédant pas un cinquième de la population totale. E. eximia et E. fallax forment aussi de telles agrégations, mais nos données à leur égard sont insuffisantes; les autres espèces révèlent un type de distribution moins hétérogène. Toutefois, la nature même de nos techniques de prélèvement (filtration de grands volumes d'eau) ne permet pas de préciser la nature de la microdistribution.

Bien que les causes exactes de la formation des essaims demeurent inconnues, ils ont en général été rencontrés de nuit, dans un milieu physiquement stratifié (courants équatoriaux) ou perturbé (près des côtes); l'observation de tels essaims pour des espèces carnivores (S. abbreviatum) démontre par ailleurs que ce comportement n'est pas le fait des seuls phytophages.

- d'autre part, la recherche du type de distribution des valeurs centrales des séries d'effectifs a montré que, en dehors même du cas limite des essaims, les Euphausiacés sont toujours surdispersés ($a = (S^2 - m)/m^2 = 0,15$ à $1,10$).

Variations nycthémérales des récoltes

La constatation d'une richesse systématiquement plus grande des récoltes de nuit par rapport à celles de jour, quelle que soit la profondeur du trait, a conduit à analyser le déterminisme de cette disparité. On conclut que ce phénomène est la résultante de deux états de fait : d'une part, les migrations verticales journalières des populations, dont l'immersion diurne est très supérieure à celle de la période nocturne; d'autre part, l'échappement ("escapement") des organismes au travers des mailles de la partie antérieure du chalut, où la récolte tourbillonne pendant une grande partie du prélèvement, cet échappement étant d'autant plus important que les individus demeurent plus longtemps dans le filet; ainsi, la fraction qui en est perdue sera toujours plus élevée lors des récoltes diurnes profondes que lors des traits nocturnes subsuperficiels. Des phénomènes annexes peuvent cependant apparaître, masquant ces caractéristiques; en particulier, l'existence d'un palier horizontal à l'immersion maximum qui conduit à la suréchantillonner, compense, s'il s'effectue dans une couche densément peuplée, la perte des organismes en cours de remontée. Cette analyse permet de définir les conditions dans lesquelles la disparité nycthémérale des récoltes sera nulle ou minimale. Par ailleurs, on montre que, dans le cas des Euphausiacés et du IKMT, le phénomène qui introduit une déformation de l'échantillon par rapport à la population réelle est celui de l'échappement ("escapement") au travers des mailles, alors que l'évitement ("avoidance") des gros organismes devant le chalut demeure négligeable.

Variations saisonnières

Les fluctuations saisonnières d'abondance s'avèrent très atténuées en milieu tropical et équatorial, du fait d'alternances climatiques peu marquées; beaucoup d'auteurs les considèrent comme non significatives. L'analyse que nous avons effectuée au niveau des espèces démontre néanmoins leur existence, l'amplitude des variations se chiffrant par un facteur généralement compris entre 1,5 et 8,0. De plus, on a mis en évidence une différence de nature entre les phénomènes observés à l'est et à l'ouest du Pacifique équatorial :

- à l'ouest (170° E), l'amplitude des fluctuations d'abondance de chaque espèce est faible, mais celles-ci sont synchrones, de sorte que la courbe de la richesse globale présente des différences saisonnières notables. L'affaiblissement de la divergence équatoriale et l'intrusion d'eau venue du nord de la Nouvelle-Guinée, sensibles au cours de l'été austral, peuvent être considérés comme responsables de la simultanéitéde l'évolution des diverses espèces.

- à l'est et au centre au contraire, on note paradoxalement, d'une part, des variations plus fortes au niveau de chaque espèce, d'autre part, une grande constance de la courbe de richesse globale. Cette apparente contradiction provient du fait que la stabilité du milieu dans le temps n'imprime aucun rythme général aux populations, de sorte que chaque espèce subit des fluctuations en rapport avec sa biologie propre; aucun synchronisme n'existant entre les diverses espèces, l'ensemble du peuplement présente une abondance à peu près constante.

Distributions verticales

Les migrations nycthémérales, accomplies par la plupart des organismes macroplanctoniques, acquièrent ici un intérêt tout particulier, d'une part en raison de l'abondance des Euphausiacés et de l'amplitude de leurs déplacements verticaux, d'autre part du fait de l'extrême stratification du milieu (courants équatoriaux du Pacifique). Les nombreuses répercussions de ce type de comportement s'avèrent spécialement importantes dans deux domaines :

- l'immersion des organismes conditionne leur distribution, puisqu'ils sont soumis aux différentes profondeurs à des courants de directions opposées; lorsque les classes d'âge d'une population présentent des répartitions verticales moyennes dissemblables, on observe un étalement différentiel des générations, dont il est indispensable de tenir compte dans l'interprétation biologique des données.

- sur le plan trophique, la signification d'une espèce dépend étroitement de sa répartition verticale, qui autorise ou interdit l'établissement de rapports de prédation avec les autres maillons de la chaîne alimentaire.

On démontre que, dans le Pacifique équatorial central :

- de nuit, 75% de la biomasse des Euphausiacés sont concentrés dans la couche 0-100 (ou 160) mètres, 19% entre 160 et 300m, 6% au-delà de 300m.
- de jour, ce groupe ne représente qu'une fraction très faible des populations superficielles, seules les plus petites espèces demeurant dans les 200 premiers mètres.

Au niveau spécifique, on a mis en évidence 4 groupes bien individualisés:
- les petites espèces épipélagiques, cantonnées dans les 200 premiers mètres : S. carinatum, E. tenera, S. affine;
- les non migrateurs mésopélagiques, situés entre 50 et 500m : S. abbreviatum, S. longicorne, N. tenella, S. maximum;
- les non migrateurs profonds : S. elongatum (300-600m), N. boopis et T. cristata (300-800m), B. amblyops (600-1000m);
- les espèces migratrices liées à la DSL (situées de jour entre 400 et 800m). On peut distinguer dans cette catégorie, celles qui se rassemblent en totalité pendant la nuit dans la couche 0-160m (E. diomedae, T. tricuspidata, T. aequalis, E. paragibba) et celles qui se répartissent alors entre 0 et 300m (N. microps, N. gracilis, T. pectinata, T. monacantha, T. orientalis, N. flexipes).

On démontre en outre que la taille moyenne des animaux augmente avec la profondeur, ceci étant dû :

- d'une part au fait que, pour une même espèce, les individus âgés se distribuent plus profondément;

- d'autre part, à ce que la plupart des espèces profondes (T. cristata, N. boopis, B. amblyops) ont une taille très supérieure à celle des espèces superficielles (E. tenera, S. affine, S. carinatum).

Le point essentiel mis en évidence au cours de cette étude est l'existence de deux grandes catégories, définies par leur répartition verticale diurne, dont les significations trophiques sont absolument différentes. On doit en effet distinguer :

- les espèces qui, pendant la période diurne, demeurent accessibles aux prédateurs de la couche épipélagique (0-300m) dont l'alimentation s'effectue essentiellement de jour, et qui sont à leur tour consommés par les grands thonidés pélagiques. Les espèces qui participent ainsi à la chaîne alimentaire conduisant aux thons, regroupent les non migratrices épipélagiques (E. tenera, S. carinatum, S. affine) et mésopélagiques (S. abbreviatum, S. longicorne, N. tenella, S. maximum) auxquelles s'ajoutent les franges les plus superficielles des populations de E. diomedae, N. microps, N. gracilis et parfois T. tricuspidata.

- au contraire, les migratrices liées à la DSL, situées de jour entre 400 et 800m, ainsi que les espèces profondes, demeurent inaccessibles aux prédateurs des couches subsuperficielles; elles ne pourront intéresser que des chaînes alimentaires différentes, presque totalement indépendantes de celles qui mènent aux Thonidés de Longue Ligne. Ce groupe comprend T. aequalis, E. paragibba, T. pectinata, T. monacantha, T. orientalis, N. flexipes, S. elongatum, N. boopis, T. cristata, auxquels s'ajoute la plus grande partie des populations de T. tricuspidata, E. diomedae, N. microps et N. gracilis.

Ecologie

Dans l'étude des distributions des organismes en liaison avec les caractéristiques du milieu, on constate que les Euphausiacés se révèlent largement indépendants de l'environnement. Il y a à celà 3 raisons principales :

- à l'exception d'un petit nombre de formes superficielles, ils appartiennent, soit à des espèces effectuant d'amples migrations verticales qui supposent une relative indifférence à l'environnement, puisqu'elles impliquent, en un laps de temps très court, des variations considérables du milieu, atteignant 13 à 18° C. pour la température; soit à des espèces mésopélagiques ou profondes (plus de 300m), occupant un biotope dont les caractéristiques demeurent constantes sur de vastes étendues;

- ce sont des organismes relativement haut placés au point de vue trophique, et les fluctuations des ressources disponibles ne les atteignent qu'indirectement, atténuées par la succession des maillons inférieurs;

- enfin, on admet maintenant que l'établissement de relations entre taxa et masse d'eau n'apparaît en général qu'à un niveau taxonomique inférieur à l'espèce (variété ou race géographique).

L'analyse écologique des 5 régions précédemment délimitées a été fondée sur le calcul de la diversité spécifique caractérisée par l'indice de SHANNON-WIENER :

$$Is = - \lesssim p_i \cdot \log_2 p_i$$

L'emploi de cet indice a permis de décrire les caractéristiques des divers peuplements, en plein accord avec les déductions issues de l'étude zoogéographique. La région équatoriale se définit comme un système cohérent, subissant une évolution progressive d'Est en Ouest : la région Est est biologiquement la plus jeune, bénéficiant de sources d'enrichissement telles que le courant du Pérou et la présence d'une divergence active; la biomasse y est élevée, et la diversité faible (0,4 à 1,2). Les populations évoluent vers l'ouest, accusant une chute régulière en biomasse, qui s'accompagne d'une augmentation progressive de la diversité (I_s = 1,2 à 2,2 entre 125° W et 180°, 2,2 à 2,7 à l'ouest de 180°).

La diversité est encore plus élevée dans les régions tropicales puisqu'elle atteint 3,7 en zone B (Pacifique tropical ouest); la valeur relativement faible de 2,7 trouvée pour la zone D (Pacifique tropical central) provient vraisemblablement d'un échantillonnage insuffisant.

On a mis au point une cotation, chiffrant les tendances des espèces à coloniser préférentiellement ou non les mêmes milieux, pour laquelle nous proposons l'appellation de "Cotation MISFIT". En partant du pourcentage de la population totale que représente chaque espèce dans les diverses régions, on classe celles-ci dans l'ordre préférentiel décroissant; la comparaison des rangs pour deux espèces se traduit par l'établissement d'une valeur (cotation Misfit) d'autant plus élevée qu'elles ont tendance à occuper les biotopes selon un ordre différent.

Une intercalibration de la cotation Misfit et du coefficient R de Spearman fait apparaître une relation sensiblement linéaire.

A partir des valeurs de Misfit obtenues pour les espèces prises deux à deux, on a établi des groupes d'affinités écologiques tels que toutes les espèces d'un groupe présentent entre elles des Misfit faibles, et, vis-à-vis des espèces des autres groupes, des Misfit élevés. Ce procédé a permis de révéler l'existence de trois groupes écologiques :

- espèces à affinités équatoriales : S. affine, N. gracilis, E. diomedae, T. monacantha, N. tenella, T. orientalis (ces deux dernières espèces assurent la transition avec le groupe suivant);

- espèces à affinités tropicales : S. maximum, S. longicorne, N. boopis (transition avec le groupe équatorial); T. pectinata, N. sexspinosus, T. tricuspidata, T. aequalis, S. abbreviatum, T. cristata, S. elongatum. A ce groupe se rattache N. flexipes. T. obtusifrons, T. subaequalis, E. fallax, E. brevis, E. mutica, N. atlantica sont exclusivement tropicaux.

- espèces intermédiaires : N. microps, E. paragibba, S. carinatum.

Reproduction

On ne disposait jusqu'ici d'aucune donnée concernant les cycles reproductifs ou les durées de vie d'organismes planctoniques du Pacifique équatorial; l'absence de fluctuations climatiques qui se traduit par une permanence presque absolue de l'activité biologique, tout autant que l'échelle immense du milieu et son éloignement des centres de recherche qui limite la fréquence des observations possibles, constituent en effet des obstacles majeurs. La plupart des auteurs, n'ayant eu accès qu'à des données trop fragmentaires, concluaient jusqu'à maintenant à une activité reproductrice continue, interdisant l'analyse de l'évolution dans le temps des structures d'âge des populations.

Nous avons tout d'abord établi les caractéristiques sexuelles des principales espèces. L'évolution ovarienne a été décrite, et divisée en 4 stades principaux. La fécondité, mesurée par le nombre d'oeufs mûrs contenus dans l'ovaire au stade IV, s'avère beaucoup plus faible que pour les espèces des zones froides ou tempérées : 80 pour E. diomedae et N. tenella, 40 à 54 pour toutes les espèces du genre Thysanopoda sauf T. aequalis (24), moins de 10

pour les espèces profondes N. boopis et B. amblyops. Le seuil de maturation des femelles a été estimé en calculant le pourcentage d'individus mûrs dans les différents groupes de tailles; de même, on a précisé la période de fécondation (pourcentage de femelles portant des spermatophores), en fonction de la taille individuelle et du stade ovarien. Les mâles atteignant en moyenne une taille inférieure à celle des femelles, on remarque que les analyses de Sex Ratio devront être conduites en tenant compte des tailles considérées.

La recherche des cycles, fondée sur l'évolution des structures d'âge des populations, et sur le pourcentage de femelles mûres aux différentes périodes, s'est heurtée à l'obstacle déjà signalé de la continuité de la reproduction en milieu équatorial (à un stade ovarien mûr, toutes les femelles portent des spermatophores quelle que soit la saison). Toutefois, à l'aide d'une transformation des données (en considérant le pourcentage de chaque groupe de tailles par rapport à sa représentativité annuelle moyenne), il a été possible de mettre en évidence une évolution dans le temps, et de proposer pour les principales espèces une image du cycle, obtenue par analyse de la filiation des classes modales.

Chez T. tricuspidata, T. monacantha, T. aequalis, N. tenella, E. diomedae et N. boopis, la durée de vie paraît être de l'ordre de 1 an (10 à 15 mois); elle atteindrait 2 ans chez B. amblyops. Ces valeurs sont donc inférieures à celles trouvées pour les espèces des régions tempérées ou froides, dont la plupart vivent 2 à 3 ans. La croissance correspondante, assez rapide, se révèle sensiblement linéaire, parfois légèrement asymptotique; l'allongement mensuel moyen s'élève à 1,0 mm pour E. diomedae et B. amblyops, 1,2 mm pour T. aequalis, 1,4 mm chez N. boopis, 1,6 mm pour N. tenella et 2,0 mm chez T. tricuspidata et T. monacantha; ces valeurs s'avèrent quelque peu supérieures en moyenne à celles admises pour les espèces tempérées (0,7 à 1,5mm/mois en général). La ponte a lieu toute l'année, une activité plus intense pouvant être notée pour certaines espèces de septembre à avril; les femelles ne semblent participer qu'à une seule période de ponte, et disparaître peu après.

Situation trophique

Les rapports trophiques constituent le facteur essentiel des équilibres biologiques, l'existence et l'abondance d'une population dépendant du couple nutrition-prédation qui la caractérise.

* Nutrition des Euphausiacés

Les difficultés considérables rencontrées dans l'identification des contenus stomacaux expliquent que les données acquises jusqu'à maintenant se limitent à des listes qualitatives de débris identifiés dans les estomacs, ne représentant qu'une fraction infime de la nourriture ingérée. Dans l'optique d'une étude des rapports trophiques , ces connaissances s'avèrent totalement insuffisantes; c'est pourquoi nous avons mis au point une cotation arbitraire permettant d'évaluer globalement les parts respectives du matériel d'origine animale (A) et végétal (V) dans les estomacs, la notation VA étant utilisée lorsque les deux contribuent à peu près également au contenu stomacal. Les catégories A et V se différencient aisément à l'examen microscopique, à la seule condition de travailler sur des échantillons assez récents : on a montré que, au-delà de 1 à 2 ans de conservation, le matériel végétal, décoloré, n'est plus identifiable aussi facilement.

On dispose donc, pour chaque espèce, d'une estimation des pourcentages d'individus présentant des contenus stomacaux "A", "V" ou "VA", c'est-à-dire qu'on a défini leur niveau trophique, identifié au choix par l'une des deux sommes complémentaires $\leq [A + (VA/2)]$ ou $\leq [V + (VA/2)]$. Après dissection de plus de 3 000 spécimens, on a établi que :

- T. aequalis, N. boopis, S. abbreviatum et T. orientalis sont strictement carnivores; N. gracilis, N. flexipes, T. monacantha et T. pectinata apparaissent essentiellement carnivores mais complètent leur alimentation par du matériel végétal; T. cristata, N. microps, E. diomedae, N. tenella se révèlent typiquement euryphages, consommant le phyto et le zooplancton en quantités équivalentes; chez T. tricuspidata et B. amblyops le matériel végétal domine (Phytoplancton vivant chez T. tricuspidata et phytoplancton mort, à pigments dégradés, chez B. amblyops), mais le zooplancton figure encore pour 1/3 à 1/5 de la nourriture totale ingérée; E. paragibba et E. gibboides sont strictement phytophages.

- au total, on met en évidence le fait que les Euphausiacés font davantage appel à la nourriture d'origine animale que végétale, puisque 12 espèces sur 16 y ont recours pour plus de la moitié de leurs ressources.

- le classement des espèces évoluées à pattes allongées (Nematoscelis, Nematobrachion, Stylocheiron) dans le type "prédateur" est une simplification excessive. Si S. abbreviatum, N. boopis et N. flexipes sont effectivement carnivores, N. microps et surtout N. tenella ont largement recours au phytoplancton. De même, bien des espèces appartenant aux genres peu évolués, considérés comme filtrateurs phytophages, dépendent pour une grande part du zooplancton (T. aequalis, T. monacantha, T. pectinata).

Par ailleurs, on a étudié les fluctuations du coefficient de réplétion des estomacs, afin de dégager les caractéristiques du comportement trophique. Cette analyse a permis de formuler les conclusions suivantes : le rythme nutritionnel, pour la plupart des espèces, ne coïncide pas avec le rythme nycthéméral. On observe fréquemment, en effet, une reprise de l'activité de nutrition dès la fin de la période diurne (16 h) dans les couches intermédiaires ou profondes (400-600m). En intégrant les données obtenues pour 9 espèces, on a mis en évidence deux maxima d'activité nutritionnelle : d'une part, en fin de période diurne (16 h à 20 h) dans les couches moyennes (400-600m), d'autre part, en surface de nuit (0-100m; 20h à 06h); toutefois, ce second maximum représente une intensité de prédation 2 à 10 fois supérieure à celle du premier : 100 à 1 000 individus par 1 000 m^3 s'y trouvent en phase de nutrition active, contre seulement 50 à 100 dans le premier cas. Au contraire, l'activité nutritionnelle est nulle de jour dans les zones subsuperficielles désertées (0-300m; 06h à 20h), et très faible en profondeur (300-800m), aussi bien de nuit que pendant la première partie de la période diurne (22h à 12h).

Enfin, la connaissance des niveaux trophiques de la plupart des espèces a conduit à définir les structures trophiques des peuplements des différentes zones. On démontre que le pourcentage des carnivores évolue en sens inverse de l'abondance de la population. Ainsi, les comportements nutritionnels viennent confirmer et compléter le schéma obtenu par l'étude de la zoogéographie quantitative, puis de l'écologie (diversité) : dans l'ordre des régions E, C, A, B, D, du Pacifique équatorial et sud-tropical, on rencontre des populations de plus en plus pauvres, de plus en plus diversifiées, où la proportion des formes carnivores est de plus en plus élevée.

* Les Euphausiacés comme source de nourriture :

On détermine ce que les Euphausiacés représentent en tant que ressource pour leurs prédateurs :

- qualitativement (vitamines A et B 12)
- quantitativement (8% de la biomasse micronectonique totale)
- enfin, on étudie sous quelles formes et dans quelles conditions cette ressource est accessible :

. comme il existe une relation évidente entre la taille d'un prédateur et celles de ses proies, ont établit la répartition en tailles de la biomasse des Euphausiacés. On met en évidence que 44% de leur biomasse totale sont constitués par des animaux du groupe de tailles 1,2 (10-15mm. 10-20 mg), 25% du G.T. 0,9 (7-14mm. 3-13 mg), 15% du G.T. 1,6 (16-19mm - 16-48 mg).

Au point de vue spécifique, on constate que les espèces du genre Thysanopoda, S. maximum, N. boopis et B. amblyops fournissent la plus grande partie des organismes de plus de 20mm et 50 mg; ceux de taille inférieure appartiennent essentiellement aux genres Euphausia, Nematoscelis et Stylocheiron (sauf S. maximum);

. on a montré, au cours de l'étude des distributions verticales, que celles-ci constituent le facteur essentiel de disponibilité. On démontre en effet que, en tant que ressource nutritive, les Euphausiacés peuvent se répartir en deux grands groupes : d'une part, ceux qui demeurent, pendant le jour, accessibles aux prédateurs épipélagiques (0-300m), et qui participent ainsi aux chaînes alimentaires conduisant aux Thonidés, d'autre part, ceux qui se situent plus profondément pendant la période diurne, et qui, par là même, sont amenés à s'intégrer à d'autres circuits trophiques.

. enfin, on considère que la formation d'essaims par certaines espèces favorise leur utilisation par les prédateurs; au contraire, la dispersion des organismes protège l'espèce, mais diminue par le fait même son rôle dans l'économie du biotope qu'elle occupe.

* Leurs principaux prédateurs et leur participation aux chaînes alimentaires pélagiques du Pacifique équatorial et tropical :

L'analyse des données nécessaires à cette dernière partie du travail se heurte aux difficultés inhérentes à la très grande variété des prédateurs d'Euphausiacés, qui se rencontrent aussi bien dans la catégorie plancton-micronecton que parmi les poissons de grande taille. On a étudié tout particulièrement, d'une part, la position des Euphausiacés dans les chaînes alimentaires micronectoniques, d'autre part leur situation vis-à-vis des organismes participant à celles qui mènent aux grands thonidés, seule ressource pélagique actuellement exploitée dans le Pacifique équatorial et tropical.

1) Les prédateurs du micronecton : en dehors des Céphalopodes et des grands crustacés (Carides, Sergestides) qui en consomment aussi, on a défini, quantitativement et qualitativement, la part qu'assument les Euphausiacés dans la nutrition des poissons micronectoniques (longueurs en général comprises entre 30 et 50mm) qui constituent plus de la moitié des récoltes IKMT. Au terme de l'analyse de 1 923 contenus stomacaux de ces poissons, sélectionnés de façon à caractériser 90 à 95% de l'ichtyofaune micronectonique, on démontre que :

- les Euphausiacés fournissent environ 8% en volume (davantage en poids) de la nourriture totale des poissons du micronecton, cette participation s'élevant à 21% si on exclut le genre Cyclothone qui représente un cas particulier. Ils figurent parmi les proies les plus fréquentes chez Vinciguerria nimbaria (gros individus seulement), Gonostoma rhodadenia, Triphoturus microchir, Lampanyctus niger, L. hubbsi, L. festivus, Symbolophorus evermanni, Diaphus thermophilus, D. regani, D. lutkeni, D. theta, D. elucens, D. malayanus, D. lucidus, D. splendidus, Sternoptyx diaphana et Bregmaceros sp.

- qualitativement, 45% des Euphausiacés ingérés appartiennent au genre Euphausia, 40% au genre Stylocheiron et 13% au genre Nematoscelis. Les genres Thysanopoda, Nematobrachion et Bentheuphausia sont pratiquement absents, selon toute vraisemblance en raison de leur taille élevée. On constate en effet que plus de 90% des Euphausiacés capturés ont une longueur faible ou moyenne, comprise entre 7 et 18 mm.

Par ailleurs, les caractéristiques de la prédation des Euphausiacés par les poissons micronectoniques sont définies :

- on observe pour presque toutes les espèces de poissons une relation sensiblement linéaire entre la taille du prédateur et, d'une part l'occurrence des Euphausiacés dans les estomacs, d'autre part la taille de ces proies;

- l'analyse des variations horaires de la prédation a mis en évidence trois phases bien distinctes :

. un maximum d'occurrence des Euphausiacés dans les estomacs en période nocturne, de 22h à 02h, puis une décroissance de 02h à 08h;

. un minimum en début et au milieu de la période diurne, de 08h à 16h;

. une recrudescence très marquée de la prédation en fin de période diurne (16h à 18h), suivie d'une légère chute correspondant à la migration verticale ascendante des organismes (20h).

En outre, on constate que ces fluctuations s'accompagnent de modifications qualitatives : les Euphausia sont consommés aussi bien de nuit en surface que de jour en profondeur; les petits Stylocheiron surtout de nuit en surface; les Nematoscelis et Stylocheiron abbreviatum essentiellement pendant les phases de migration verticale ascendante (16-20h) et descendante (04h) de leurs prédateurs.

L'ensemble de ces observations permet de proposer un schéma-type de la prédation des Euphausiacés par les poissons micronectoniques :

- les poissons de petite taille (moins de 40mm) ne consomment pratiquement que les plus petits Euphausiacés (Euphausia tenera, Stylocheiron carinatum, S. affine, S. longicorne, S. microphthalma, S. suhmii), qu'ils ne trouvent guère que de nuit en subsurface.

- les poissons de plus grande taille au contraire (plus de 40mm) sont capables de se nourrir sur les espèces migratrices plus grosses (Euphausia diomedae) qu'ils chassent aussi bien de nuit en surface que de jour en profondeur, ainsi que sur celles des couches intermédiaires (Stylocheiron abbreviatum, Nematoscelis) rencontrées au cours de leurs migrations verticales.

2) Les Euphausiacés dans la chaîne alimentaire conduisant aux thonidés de Longue Ligne :

Pour ces grands prédateurs (Germon, Yellowfin) les Euphausiacés ne constituent qu'une ressource alimentaire négligeable, du fait de la non coïncidence des biotopes : les thons ne s'alimentent vraisemblablement que de jour, entre 0 et 400 m environ, milieu déserté à ces heures par les gros Euphausiacés qu'ils seraient susceptibles de consommer. Par contre, ce groupe représente une nourriture importante pour les poissons que chassent les thons; ces poissons, légèrement plus grands que ceux du IKMT, appartiennent aussi à des espèces différentes puisque seuls V. nimbaria, S. evermanni et S. diaphana apparaissent assez fréquemment à la fois dans les récoltes du chalut et dans les estomacs des thons. Alors que les collectes IKMT contiennent principalement des espèces migratrices plus ou moins liées à la DSL, les thonidés se nourrissent sur des espèces semi-sédentaires qui demeurent pendant le jour dans les 300 ou 400 premiers mètres et dont les adultes échappent au chalut. L'analyse de 1 193 contenus stomacaux de spécimens de cette faune conduit aux conclusions suivantes :

- les Euphausiacés représentent environ 10% en volume (davantage en poids) de la nourriture des poissons consommés par les thons. Leurs principaux prédateurs sont les Bramidae (Collybus, Taractes, Pteraclis), les Paralepididae (Paralepis, Macroparalepis), Vinciguerria, Symbolophorus et Sternoptyx. Il faut y ajouter un Gempylidae, Diplospinus multistriatus, qui constitue la proie essentielle des Alepisaurus dont les juvéniles sont consommés par les thons;

- qualitativement, ces Euphausiacés, légèrement plus gros que ceux ingérés par les poissons des récoltes IKMT (longueur de 9 à 20mm), présentent aussi une toute autre répartition spécifique. On constate en effet la dominance du genre Stylocheiron (64%) alors que les Nematoscelis (15%), Euphausia (12%) et Thysanopoda (9%) ne sont que peu abondants.

Les poissons consommés par les thons se nourrissent donc principalement sur les Euphausiacés sédentaires (Stylocheiron) qui se trouvent les plus superficiels pendant la période diurne, et non sur les migrateurs (Euphausia), situés trop profondément pendant la journée et qui atteignent la subsurface seulement de nuit, à une heure où ces poissons ne s'alimentent pas; cet état de fait les conduit à dépendre presque entièrement d'espèces carnivores

(Stylocheiron), alors que l'ichtyofaune liée à la DSL utilise davantage des espèces omnivores (Euphausia).

Ainsi, par l'analyse de la participation des Euphausiacés aux circuits trophiques, on apporte la preuve que les chaînes alimentaires qui intéressent, d'une part la faune micronectonique migratrice liée à la DSL, et d'autre part celle qui aboutit aux grands Thonidés pélagiques capturés à la Longue Ligne, sont largement indépendantes à partir de niveaux relativement bas; la seconde s'avère en effet tributaire de processus plus superficiels, qui paraissent se dérouler entièrement dans les 300 ou 400 premiers mètres, et n'avoir que peu de relations avec ceux dont dépendent les faunes plus profondes.

3) Importance des Euphausiacés pour d'autres représentants de l'ichtyofaune pélagique :

Bien que le matériel dont nous disposons soit très limité dans ce domaine, on peut penser que les Euphausiacés constituent une ressource alimentaire notable pour bien d'autres poissons, dont certains d'intérêt économique.

L'examen de contenus stomacaux d'un Carangidae pêché en Polynésie (Selar Crumenophthalmus) et surtout des Skipjack (Euthynnus (Katsuwonus) pelamis capturés à la traîne au large de la Nouvelle-Calédonie, a souligné le rôle des Euphausiacés vis-à-vis de ces espèces, qui consomment des quantités importantes de E. fallax et de T. tricuspidata de grande taille. Relevant de techniques différentes de celles actuellement à notre disposition, ce problème fera dès que possible l'objet de recherches nouvelles.

Perspectives de recherches

Indépendamment des perfectionnements méthodologiques toujours nécessaires, nos efforts devront porter sur trois points :

1. - augmentation de la fréquence des observations destinées à la recherche des cycles; on a vu au cours du chapitre VI que la plupart des hypothèques proviennent d'un trop grand espacement des croisières. Cette option conduira forcément à étudier une zone relativement proche du laboratoire (quelques jours de mer) mais une fréquence élevée des prélèvements est, à notre avis, le seul procédé susceptible d'accroitre la crédibilité des données en milieu tropical. La durée des opérations ne devra pas être inférieure à un an.

2. - prise en considération systématique des répartitions verticales dans toutes les phases de la recherche, aussi bien en ce qui concerne les cycles (immersions différentielles des groupes de tailles, sexes, stades ovariens) que les problèmes trophiques. Ce paramètre, qui jusqu'à maintenant nous a trop souvent fait défaut en raison de carences matérielles, est, dans le domaine pélagique, indispensable à la compréhension détaillée des mécanismes biologiques, et par conséquent de leur causalité.

3. - recherche des chaînes trophiques concernant les poissons de taille intermédiaire (10-60 cm) entre ceux du micronecton et les thonidés de Longue Ligne. On s'intéressera tout particulièrement aux populations côtières de Bonites et de Carangues, qui présentent un intérêt économique.

—

Nous avons montré au cours de ce travail, notamment dans l'étude des rapports trophiques, qu'une approche analytique des problèmes concernant un groupe taxonomique déterminé peut conduire à des conceptions plus vastes qui intéressent l'ensemble du monde pélagique; nous croyons de même que la connaissance approfondie de mécanismes particuliers mènera à la compréhension de phénomènes plus généraux.

—

Vu et permis d'imprimer
Marseille, le 16 Novembre 1971
Le Président
F. BOREL

BIBLIOGRAPHIE

B I B L I O G R A P H I E

A) RAPPORTS DE CROISIERE DU CORIOLIS (données brutes).

La référence commune à ces rapports est la suivante :

ORSTOM - NOUMEA - Océanographie - Rapp. n° - .

—

N° 1 - ROGER, C. et H. CARADANT - 1966 - Croisière BORA I - Zooplancton - Micronecton. 18 pp. multigr.

N° 2 - ROTSCHI, H., P. HISARD, L. LEMASSON, Y. MAGNIER, J. NOEL et B. PITON - 1967 - Croisière ALIZE. Océanographie physique. 56 pp. multigr.

N° 3 - BOURRET, P. et H. CARADANT - 1967 - Croisière BORA II. Zooplancton-Micronecton - 15 pp. multigr.

N° 4 - ROTSCHI, H., P. HISARD, L. LEMASSON, J. NOEL et B. PITON - 1967 - Croisière ATOLL - Océanographie physique. 33 pp. multigr.

N° 5 - GUEREDRAT, J.A. et H. CARADANT - 1967 - Croisière BORA III. Zooplancton-Micronecton. 18 pp. multigr.

N° 6 - REPELIN, R., M. AMADEO, C. CABOCHE, H. CARADANT et J. RIVATON - 1967 - Croisière BORA IV - Zooplancton-Micronecton. 17 pp. multigr.

N° 7 - HISARD, P. et F. JARRIGE - 1967 - Croisière BRISANTS. Océanographie physique. 38 pp. multigr.

N° 8 - LE BOURHIS, J., B. WAUTHY, R. DESROSIERES et A. MICHEL - 1967 - Croisières ATOLL et BRISANTS - Production primaire - 32 pp. multigr.

N° 9 - LEMASSON, L., Y. MAGNIER et B. PITON - 1967 - Croisière BORA I - Océanographie physique. 32 pp. multigr.

N° 10 - ROTSCHI, H., P. HISARD, Y. MAGNIER et J. NOEL - 1967 - Croisière BORA II - Océanographie physique - 35 pp. multigr.

N° 11 - LEMASSON, L., B. PITON et F. JARRIGE - 1967 - Croisière BORA III Océanographie physique. 32 pp. multigr.

N° 12 - MAGNIER, Y., P. HISARD, F. JARRIGE, P. RUAL et B. VOITURIEZ - 1967 - Croisière BORA IV - Océanographie physique. 20 pp. multigr.

N° 13 - DESROSIERES,R., J. LE BOURHIS et B. WAUTHY - 1968 - Croisière ALIZE-Production primaire - 24 pp. multigr.

N° 14 - LE BOURHIS,J., B. WAUTHY et M. AMADEO - 1965/66 - Croisières BORA I, III et IV - Production primaire. 31 pp. multigr.

N° 15 - LE BOURHIS,J., B. WAUTHY et J. PAGES - 1967 - Croisières CYCLONE II et IV - Production primaire. 24 pp. multigr.

N° 16 - MICHEL,A., M. AMADEO, C. CABOCHE et H. CARADANT - 1967 - Croisière CYCLONE I. Zooplancton-Micronecton. 15 pp. multigr.

N° 17 - GRANDPERRIN,R., C. CABOCHE, M. AMADEO et H. CARADANT - 1967 - Croisière CYCLONE II - Zooplancton-Micronecton - 16 pp. multigr.

N° 18 - ROGER,C., M. AMADEO, C. CABOCHE et H. CARADANT - 1967 - Croisière CYCLONE III - Zooplancton-Micronecton. 14 pp. multigr.

N° 19 - NOEL,J., et J. MERLE - 1968 - Croisière CYCLONE I - Océanographie physique - 16 pp. multigr.

N° 20 - HISARD,P., F. JARRIGE et P. RUAL - 1968 - Croisière CYCLONE II. Océanographie physique - 21 pp. multigr.

N° 21 - MAGNIER,Y., H. ROTSCHI, B. VOITURIEZ et J. MERLE - 1968 - Croisière CYCLONE III - Océanographie physique. 23 pp. multigr.

N° 22 - MICHEL,A., C. CABOCHE et H. AJAPUNHYA - 1968 - Croisière CYCLONE IV - Zooplancton-Micronecton. 14 pp. multigr.

N° 23 - GUEREDRAT, J.A., H. CARADANT et J. RIVATON - 1968 - Croisière CYCLONE V - Zooplancton-Micronecton. 16 pp. multigr.

N° 24 - REPELIN,R., C. CABOCHE, H. CARADANT et J. RIVATON - 1968 - Croisière CYCLONE VI - Zooplancton-Micronecton. 16 pp. multigr.

N° 25 - JARRIGE,F., J. MERLE et J. NOEL - 1968 - Croisière CYCLONE IV - Océanographie physique - 22 pp. multigr.

N° 26 - ROTSCHI,H., G. PICKARD, P. HISARD et J. CANNEVET - 1968 - Croisière CYCLONE V - Océanographie physique. 23 pp. multigr.

N° 27 - MAGNIER,Y., P. RUAL et B. VOITURIEZ - 1968 - Croisière CYCLONE VI - Océanographie physique. 23 pp. multigr.

N° 28 - ANONYME - 1968 - Croisières CYCLONE II, III, IV - Océanographie physique. Stations fixes équatoriales. 23 pp. multigr.

N° 29 - ANONYME - 1968 - Croisières CYCLONE V et VI. Océanographie physique. Stations fixes équatoriales. 18 pp. multigr.

N° 30 - LEGAND,M. et R. GRANDPERRIN - 1969 - Necton : Résultats des stations de longue ligne expérimentale effectuées dans le Pacifique Sud-Ouest et central par le Centre ORSTOM de Nouméa de 1956 à 1968. 33 pp. multigr.

N° 31 - MAGNIER,Y., J. MERLE, C. COLIN, C. OUDOT et F. ROUGERIE - 1969 - Croisière CYCLONE VII - Océanographie physique et courantométrie - 85 pp. multigr.

N° 32 - ANONYME - 1969 - Croisières CYCLONE II à VI : courantométrie. 52 pp. multigr.

N° 33 - ANONYME - 1969 - Croisières CYCLONE II à VI : courantométrie (Stations équatoriales au point fixe). 47 pp. multigr.

N° 34 - ROTSCHI, H., F. JARRIGE, J. MERLE et P. RUAL - 1969 - Croisière DIADEME. Océanographie physique. 16 pp. multigr.

N° 35 - REPELIN, R., J.A. GUEREDRAT, J. MARTEAU, J. RIVATON et H. VELAYOUDON - 1969 - Croisière CARIDE I. Zooplancton-Micronecton - 64 pp. multigr.

N° 36 - VOITURIEZ,B., P. RUAL, P. HISARD et A. LE CORVAISIER - 1969 - Croisières CARIDE I, II et III - Océanographie physique. 24 pp. multigr.

N° 37 - (sous presse) - Croisière CARIDE III - Zooplancton-Micronecton

N° 38 - (sous presse) - Croisière CARIDE IV - Zooplancton-Micronecton

N° 39 - GRANDPERRIN,R., P. BOURRET, A. MICHEL et J. MARTEAU - 1969 - Necton : résultats des stations de longue ligne expérimentale effectuées dans le Pacifique Sud Central par le Centre ORSTOM de Nouméa en 1969 - 34 pp. multigr.

N° 40 - DONGUY,J.R., F. ROUGERIE, C. COLIN, C. OUDOT et F. JARRIGE - 1970 - Croisières CARIDE IV, V et VI - Océanographie physique. 35 pp. multigr.

—

B) REFERENCES

(Les abréviations utilisées pour les périodiques sont celles du "Répertoire Mondial de périodiques concernant les Sciences Aquatiques et la Pêche" de la FAO - Réf. FAO. Fisheries Biology Technical Paper n° 19 - 1962).

ADAMS, J.A. - 1966 - Population studies of the Euphausiids of the Northern North Sea. 2ème Int. Congr. Moscou 1966 - Abstracts of papers p. 5.

AHLSTROM, E.H. et J.R. THRAILKILL - 1963 - Plankton volume loss with time of preservation. Rep. Calif. Ocean. Fish. Invest. IX - p. 57-73.

AIZAWA, Y., et R. MARUMO - 1967 - Vertical distribution of zooplankton and micronekton biomass in Sagami Bay, Central Japan. Inform. Bull. Planktol. Jap. (Commemoration Number of Dr. Y. Matsue). p. 1-7.

AKIMUSHKIN, I.I. - 1963 - Cephalopods of the seas of the USSR. Acad. Sci. USSR. Inst. Okeanol. (Translated 1965 by Israel Program for Scientific Translations - IPST Cat. n° 1 384). 223 pp.

ALLEN, G.H. et W . ARON - 1957 - Food of Salmonid fishes of the western North Pacific Ocean - Spec. Sci. Rep. U.S. Fish. Wildl. Serv. Fish. Report 237 - 11 pp.

ALLEN, J.A. - 1966 - The rythms and population dynamics of Decapod crustacea- Oceanogr. Mar. Biol. vol. IV - p. 247-265.

ALONCLE, H. et F. DELAPORTE - 1970 - Rythmes alimentaires et circadiens chez le Germon, Thunnus alalunga. Rev. Trav. Inst. Pêch. marit. 34 (2) - p. 171-188.

ALTON, M.S. et M.O. NELSON - 1970 - Food of the Pacific Hake, Merluccius productus, in Washington and Northern Oregon coastal waters. U.S. Fish Wildl. Serv. - Circular n° 332 - p. 35-42.

ALVERSON, F.G. - 1963 - The food of Yellowfin and Skipjack tunas in the Eastern Tropical Pacific Ocean. Bull. Inter. Amer. trop. Tuna Comm. 7 (5) - p. 295-321.

ANGEL, M.V. - 1968 - The thermocline as an ecological boundary. Sarsia 34 - p. 299-311.

ANONYME - 1969 - Antarctic Krill Paste. Australian Fisheries 28 (9) - p. 29.

ANONYME - 1970 - Antarctic Krill has commercial potential. Australian Fisheries 29 (8) - p. 28-29.

ANRAKU, M. - 1962 - The separation of copepod populations in a natural environment : a summary. Rapp. Cons. Explor. Mer. 153 - p. 165-170.

ANRAKU, M. - 1964 a - Influence of the Cape Cod canal on the hydrography and on the Copepods in Buzzards Bay and Cape Cod Bay, Mass. I. Hydrography and Distribution of Copepods. Limnol. and Oceanogr. 9 (1) - p. 46-60.

ANRAKU, M. - 1964 b - id. II. Respiration and feeding. Limnol. and Oceanogr. 9 (2) - p. 195-206.

ARKIN, H. et R. COLTON - 1963 - Tables for statisticians. Barnes and Noble Inc. - New York. 168 pp.

ARON, W. - 1958 a - The use of a large capacity portable pump for plankton sampling, with notes on plankton patchiness. J. Mar. Res. 16 (2) - p. 158-173.

ARON, W. - 1958 b - Preliminary report on midwater trawling studies in the North Pacific Ocean. Tech. Rep. Dep. Oceanogr. Univ. Wash. n° 58 - 6 pp.

ARON, W. - 1959 - Midwater trawl studies in the North Pacific. Limnol. and Oceanogr. 4 (4) - p. 409-418.

ARON, W. - 1962 a - The distribution of animals in the Eastern North Pacific and its relationship to physical and chemical conditions. J. Fish. Res. Bd. Can. 19 (2) - p. 271-314.

ARON, W. - 1962 b - Some aspects of sampling the macroplankton. Rapp. Cons. Explor. mer. 153 - p. 29-38.

ARON, W., E.H. AHLSTROM, B. McK. BARY, A.W.H. BE et W.D. CLARKE - 1965 - Towing characteristics of plankton sampling gear. Limnol. and Oceanogr. 10 (3) - p. 333-340.

ARON, W. et S. COLLARD - 1969 - A study of the influence of net speed on catch. Limnol. and Oceanogr. 14 (2) - p. 242-249.

AUSTIN, T.S. - 1958 - Seasonal variation in the oceanographical and marine biological features in the waters of French Oceania (Marquesas). Proc. Hawai. Acad. Sci. 33ème Meeting - p. 20-21.

AUSTIN, T.S. - 1959 - Meridional variations in some oceanographical and marine biological factors in the Central Pacific (Abstract). Int. Oc. Congr.AAAS. Wash. - M. Sears ed. T.I. - p. 130.

BACKUS, R.H., R.C. CLARKE et ASA WING - 1965 - Behavior of Certain Marine Organisms during the Solar eclipse of July 20, 1963 - Nature 205 (4975) - p. 989-991.

BACKUS, R.H. et J.B. HERSEY - 1956 - Echo-sounder observation of Midwater Trawls Nets and their towing cables. Deep Sea Res. 3 (4) - p. 237-241.

BAINBRIDGE, R. - 1953 - Studies on the interrelationships of zooplankton and phytoplankton - J. Mar. Biol. Ass. U.K. 32 (2) - p. 385-448.

BAKER, A.de C. - 1959 - Distribution and Life History of Euphausia triacantha- Discovery Rep. XXIX - p. 309-340.

BAKER, A. de C.- 1965 - The latitudinal distribution of Euphausia species in the surface waters of the Indian Ocean. Discovery Rep. XXXIII. p. 309-334.

BAKER, A. de C.- 1970 - The vertical distribution of Euphausiids near Fuerteventura, Canary Islands. (Discovery SOND Cruise 1965). J. Mar. Biol. Ass. U.K. 50 - p. 301-342.

BAKKALA, R.G. - 1970 - Synopsis of biological data on the Chum salmon Oncorhynchus keta - FAO Fisheries synopsis n° 41 - Circular 315 - 89 pp.

BANSE, K. - 1962 - Net zooplankton and total zooplankton. Rapp. Cons. Explor. Mer. 153 - p. 211-215.

BANSE, K. - 1964 - The vertical distribution of zooplankton in the sea. Progress in Oceanography II - p. 53-125.

BANSE, K. et D. SEMON - 1963 - On the effective cross-section of the Isaacs-Kidd Midwater Trawl. Tech. Rep. Dep. Oceanogr. Univ. Wash. n° 88 - 9 pp.

BARGMANN, H.E. - 1937 - The reproductive system of Euphausia superba. Discovery Rep. XIV - p. 325-350.

BARGMANN, H.E. - 1945 - The development and life history of the adolescent and adult krill Euphausia superba. Discovery Rep. XXIII - p. 103-176.

BARKLEY, R.A. - 1964 - The theoretical effectiveness of towed-net samplers as related to sampler size and to swimming speed of organisms. J. cons. XXIX (2) - p. 146-157.

BARY, B.M. - 1959 a - Species of zooplankton as a means of identifying different surface waters and demonstrating their movements and mixing. Pacif. Sci. 13 (1) - p. 14-54.

BARY, B.M. - 1959 b - Temperature-Salinity-Plankton diagrams : some applications to oceanography and ecology. Proc. 15 th. Int. Congr. Zool. (3) - p. 263-267.

BARY, B.M. - 1959 c - Biogeographic boundaries : the use of Temperature - Salinity-Plankton diagrams. (abstract). Int. oc. congr. AAAS. Wash. M. Sears ed. T.I. - p. 132.

BARY, B.M. - 1970 - Biogeography and ecology of plankton in the South Pacific. Scientific exploration of the South Pacific. (SCOR Symposium 1968 La Jolla). W.S. WOOSTER ed. - p. 211-225.

BAYLOR, E.R. et W.H. SUTCLIFF - 1963 - Dissolved organic matter in sea water as a source of particulate food. Limnol. and Oceanogr. 8 (4)- p. 369-371.

BE, A.W.H. - 1962 - Quantitative multiple opening-closing plankton sampler. Deep-Sea Res. 9 (2) - p. 144-151.

BEEBE, W. - 1935 - Deep-sea fishes of the Bermuda oceanographic expeditions - 1 : Family Derichthyidae. 2 : Family Nessorhamphidae. Zoologica N.Y. XX (1-2) - p. 1-51.

BEEBE, W. - 1936 - Food of the Bermuda and West Indian Tunas Parathunnus and Neothunnus. Zoologica N.Y. 21 (3) - p. 195-205.

BEEBE, W. et J. CRANE - 1936 - Deep-sea fishes of the Bermuda oceanographic expeditions. 3 : Family Serrivomeridae. Zoologica N.Y. XX (3)- p. 53-102.

BEKLEMISHEV, K.V. - 1959 - Habitat and community in marine plankton (abstract) Int. Oc. congr. AAAS. Wash. M. Sears ed. T.I. p. 303-304.

BEKLEMISHEV, K.V. - 1966 a - Large scale pattern of distribution of Oceanic plankton communities - (abstract). 2ème Int. Oc. Congr. Moscou- p. 28.

BEKLEMISHEV, K.V. - 1966 b - Biogeographical division of the upper layer of the open Pacific in dependance on currents and distribution of water masses and its comparison with the other oceans (abstract) Proceedings 11 th. Pacif. Sci. Congr. Tokyo (2).

BERNARD, F. - 1955 - Densité du plancton vu au large de Toulon depuis le bathyscaphe FNRS III. Bull. Inst. Oceanogr. Monaco. 1063 - 16 pp.

BERNARD, F. - 1958 - Plancton et benthos observés durant trois plongées en bathyscaphe au large de Toulon. Ann. Inst. Oceanogr. Monaco. 35 (4). p. 287-326.

BERNER, L.D. - 1959 - The food of the larvae of the northern anchovy, Engraulis mordax. Bull. Inter. Amer. trop. tuna. Comm. 4 (1) - p. 3-22.

BIERI, R. - 1959 - The distribution of the planktonic chaetognaths in the Pacific and their relationship to the water masses. Limnol. and Oceanogr. 4 (1) - p. 1-28.

BIERI, R. - 1961 - Post-larval food of the pelagic Coelenterate Velella alata. Pacif. Sci. 15 (4) - p. 553-556.

BLACKBURN, M. - 1957 - The relation between the food of the Australian barracouta, Thyrsites atun, and recent fluctuations in the fisheries. Aust. J. Mar. Freshw. Res. 8 - p. 29-54.

BLACKBURN, M. - 1966 - Biological oceanography of the eastern tropical Pacific: summary of existing information. Spec. Sci. Rep. U.S. Fish. Wildl. Serv. Fish. - Report 540 - 18 pp.

BLACKBURN, M. - 1968 - Micronekton of the Eastern Tropical Pacific Ocean : Family composition, distribution, abundance, and relation to tuna. Fish. Bull. U.S. 67 (1) - p. 71-115.

BLISS, C.I. - 1967 - Statistics in Biology. Vol. I. Mc Graw Hill. Inc. New York. - 558 pp.

BODEN, B.P. - 1961 - Euphausiacea from Tropical West Africa. Atlantide Rep. 6 - p. 251-262.

BODEN, B.P. - 1962 - Plankton and sonic scattering. Rapp. Cons. Explor. Mer. 153 - p. 171-177.

BODEN, B.P. et E. BRINTON - 1957 - The euphausiid Thysanopoda aequalis and T. subaequalis, their taxonomy and distribution in the Pacific. Limnol. and Oceanogr. 2 (4) - p. 337-341.

BODEN, B.P., M.W. JOHNSON et E. BRINTON - 1955 - The Euphausiacea of the North Pacific. Bull. Scripps Instn. Oceanogr. 6 (8) - p. 287-400.

BODEN, B.P. et E.M. KAMPA - 1965 - An Aspect of Euphausiid ecology revealed by echo-sounding in a fjord. Contr. Scripps Instn. Oceanogr. 35 - p. 875-893.

BODEN, B.P. et E.M. KAMPA - 1967 - The influence of natural light on the vertical migrations of an animal community in the sea. Symp. zool. soc. London 19 - p. 15-26.

BODEN, B.P., E.M. KAMPA et B. ABBOT - 1959 - Light relationships in a euphausiid community. Proc. int. congr. zool. 15 - p. 276-277.

BODEN, B.P., E.M. KAMPA et B. ABBOT - 1961 - Photoreception of a planktonic crustacean in relation to light penetration in the sea. Int. Photobiol. congr. 1960 - p. 189-196.

BOGOROV, B.G. - 1941 - Biological seasons in the plankton of different seas. Dokl. Akad. Nauk. SSSR. 31 (4) - p. 404-407.

BOGOROV, B.G. - 1946 - Peculiarities of diurnal vertical migrations of zooplankton in Polar Seas. J. Mar. Res. 6 (1) - p. 25-32.

BOGOROV, B.G. - 1959 a - Geographical zonation in the Central Pacific (abstract) - Int. Oc. congr. AAAS. Wash. M. Sears ed. T.I. - p. 139.

BOGOROV, B.G. - 1959 b - Structure biologique de l'océan (en russe). Dokl. Akad. Nauk. SSSR - 128 (4) - (B.S. 21. 219855).

BOGOROV, B.G. - 1960 - Perspectives in the study of seasonal changes of plankton and of the number of generations at different latitudes. Perspectives in Marine Biology-Scripps Symposium 1956. Buzzati-Traverso ed. - p. 145-158.

BOGOROV, B.G., K.V. BEKLEMISHEV et M.E. VINOGRADOV - 1961 - The distribution of plankton in the Pacific and its relation to geographical zonation. Contributed paper, 10th. Pacif. Sci. Congr. Honolulu- 4 pp.

BOGOROV, B.G. et M.E. VINOGRADOV - 1960 - Distribution of the standing crop of zooplankton in the Central part of the Pacific Ocean. Trud. Hydrobiol. Soc. X - p. 208-223.

BOGOROV, B.G. et M.E. VINOGRADOV - 1971 - Zooplankton biomass and distribution in the Pacific Ocean. 12ème Pacific Science Congress. Canberra. A.7.

BOUGIS, P. - 1967 - Le Plancton - Coll. "que sais je" n° 1241 - P.U.F. Paris. 124 pp.

BRANDHORST, W. - 1958 - Thermocline topography, zooplankton standing crop and mechanisms of fertilization in the Eastern Tropical Pacific. J. Cons. 24 (1) - p. 16-31.

BRINTON, E. - 1960 - Changes in the distribution of Euphausiid crustaceans in the region of California current. Rep. Calif. Ocean. Fish. Invest. 7 - p. 137-146.

BRINTON, E. - 1962 a - Variable factors affecting the apparent range and estimated concentration of Euphausiids in the North Pacific. Pacif. Sci. 16 (4) - p. 374-408.

BRINTON, E. - 1962 b - The distribution of Pacific Euphausiids. Bull. Scripps Instn. Oceanogr. 8 (2) - p. 51-270.

BRINTON, E. - 1963 - Barriers between tropical Pacific and Indian Ocean Euphausiid species. Contr. Scripps. Instn. Oceanogr. 33 - p. 913.

BRINTON, E. - 1966 - Vertical distribution of Euphausiid crustaceans in the California current. Divisional meeting of chemical and Biological oceanography. II (2) - 1 pp. multigr.

BRINTON, E. - 1967 a - Distributional Atlas of Euphausiacea in the California Current region, I. - Rep. Calif. Ocean. Fish Invest. Atlas 5 - 275 pp.

BRINTON, E. - 1967 b - Vertical migration and avoidance capability of Euphausiids in the California current. Limnol. and Oceanogr. 12 (3) - 451-483.

BRINTON, E. - 1969 - Crecimiento y reproduccion de Eufausidos (Crustaceos) en aguas de California y Baja California - IV° Congreso Nacional de Oceanografia - Resumenes - p. 69-70.

BRODSKIY, K.A. - 1959 - Zoogeographical zones of the South Pacific and bipolar distributions of some calanoids (abstract). Int. Oc. Congr. AAAS. Wash. M. Sears ed. T.I. - p. 145.

BRODSKIY, K.A. - 1965 - The taxonomy of Marine Plankton organisms and Oceanography. Oceanology 5 (4) - p. 1-12.

BURKOV, V.A. - 1966 - Structure and nomenclature of Pacific Ocean currents. Oceanology 6 (1) - p. 1-10.

BURUKOVSKIY, R.N. - 1967 - Certain problems of the biology of the Antarctic krill Euphausia superba DANA from the South-Western region of the Scotia sea. Soviet Fishery Research on the Antarctic Krill. R.N. Burukovskiy ed. - p. 37-54.

BURUKOVSKIY, R.N. et B.A. YAGOROV - 1967 - Studying the Antarctic Krill for the purpose of organizing Krill fisheries. Soviet Fishery Research on the Antarctic Krill-R.N. Burukovskiy ed. - p. 5-17.

CASANOVA, B. - 1970 - Répartition bathymétrique des Euphausiacés dans le bassin occidental de la Méditerranée. Rev. Trav. Inst. Pêch. Marit. XXXIV (2) - p. 205-219.

CASANOVA-SOULIER, B. - 1968 - Les Euphausiacés de la Méditerranée. Rapp. Comm. int. Mer. Médit. 62 pp. multigr.

CASANOVA-SOULIER, B. - 1970 - Les rassemblements d'Euphausiacés en Méditerranée. Rapp. Comm. int. Mer Médit. 20 - 5 pp.

CASSIE, R.M. - 1959 - An experimental study of factors inducing aggregation in Marine Plankton - N.Z.J. Sci. 2 (3) - p. 339-365.

CHIBA, T., A. TSURUTA et H. MAEDA - 1955 - Report on zooplankton samples hauled by larva net during the cruise of Bikini expedition, with special reference to Copepods. J. Shimonoseki Coll. Fish. 5 (3) - p. 31-55.

CLARKE, G.L. - 1966 - Comparative studies of light penetration, transparency and bioluminescence in Oceanic areas (abstract). 2ème int. oc. congr. Moscou - p. 80.

CLARKE, G.L. et R.H. BACKUS - 1956 - Measurements of light penetration in relation to vertical migrations and records of luminescence of deep-sea animals. Deep-sea Res. 4 (1) - p. 1-14.

CLARKE, G.L. et R.H. BACKUS - 1964 - Interrelations between the vertical migration of Deep Scattering Layers, Bioluminescence and changes of Daylight in the sea. Bull. inst. Oceanogr. Monaco. 64 (1318) - 36 pp.

CLARKE, W.D. - 1963 - The fonction of bioluminescence in mesopelagic organisms. Nature Lond. 198 (4887) - p. 1244-1246.

CLUTTER, R.I. et M. ANRAKU - 1968 - Avoidance of samplers. Zooplankton sampling. UNESCO Monographs on oceanographic methodology - 2 part I (4) - p. 57-76.

COLEBROOK, J.M. - 1969 - Variability in the Plankton. Progress in Oceanography V - p. 115-125.

COLIN, C. et H. ROTSCHI - 1970 - Aspects géostrophiques de la circulation Est-Ouest dans l'Océan Pacifique équatorial occidental. C.R. Acad. Sci. Paris - 271 p. 929-932.

COLLARD, S.B. - 1970 - Forage of some Eastern Pacific midwater fishes. Copeia 1970 (2) - p. 348-354.

CONOVER, R.J. - 1960 - The feeding behavior and respiration of some marine planktonic crustacea. Biol. bull. 119 (3) - p. 399-415.

CONOVER, R.J. - 1964 - Food relations and nutrition of zooplankton. Proc. Symp. Exp. Mar. Ecol.-Occ. Publ. 2 - p. 81-91.

CONOVER, R.J. - 1966 - Assimilation of organic matter by zooplankton. Limnol. and oceanogr. XI (3) - p. 338-345.

CROSNIER, A., A. FONTANA, J.C. LE GUEN et J.P. WISE - 1970 - Ponte et croissance de la crevette pénéide Parapenaeus longirostris (LUCAS) dans la région de Pointe Noire (République du Congo). Cah. ORSTOM sér. océanogr. VIII (4) - p. 89-102.

CUSHING, D.H. - 1951 - The vertical migration of planktonic crustacea. Biol. Rev. 26 (2) - p. 158-192.

CUSHING, D.H. - 1962 - Patchiness - Rapp. Cons. Explor. Mer. 153 - p. 152-164.

DAVID, P.M. - 1961 - The influence of vertical migration on speciation in the oceanic plankton. Syst. Zool. - p. 10-16.

DAVID, P.M. - 1965 - The Neuston Net. A device for sampling the surface fauna of the ocean. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 45 (2) - p. 313-320.

DAVIES, D.H. - 1949 - Preliminary investigations on the foods of South African fishes. Invest. Rep. Div. Fish. S. Afr. 11 - p. 1-36.

DESROSIERES, R. - 1969 - Surface macrophytoplankton of the Pacific Ocean along the Equator. Limnol. and oceanogr. 14 (4) - p. 626 - 632.

DEVEZE, L. - 1959 - Cycle biologique des eaux et écologie des populations planctoniques - Rec. Trav. Sta. Mar. Endoume 25 (15) - 220 pp.

DIMOV, I. - 1962 - Sur l'influence des courants pour la répartition du zooplankton - C.R. Acad. Bulg. Sci. 15 (1) - p. 309-312.

DRACH, P. - 1960 - A few remarks on marine biology, animal biology and general biology - Perspectives in Marine Biology. Scripps Symposium 1956 - Buzzati-Traverso ed. p. 603-607.

DRAGOVITCH, A. - 1970 - The food of Yellowfin and Skipjack tunas in the Atlantic ocean. Fish. Bull. US. - 68 (3) - p. 445-460.

DROBYSHEVA, S.A. - 1963 - Recherches sur la biologie des Euphausiacés dans la partie sud de la mer de Barentz. Ann. Biol. Copenhague 18 - p. 62-63 (1961).

DROBYSHEVA, S.A. - 1967 - Importance of the species composition for the formation and abundance of the Barentz Sea Euphausiids. Trud. polyar. nauch. issled. Inst. Morsk. ryb. Khoz. 20 - p. 195-204.

DUNBAR, M.J. - 1959 - The evolution of stability in marine ecosystems. (abstract) Int. oc. congr. AAAS. Wash. M. Sears ed. T.I. - p. 262.

EBELING, A.W. - 1967 - Zoogeography of Tropical deep-sea animals. Stud. trop. oceanogr. 5 - p. 593-613.

EDMONSON, W.T. - 1957 - Trophic relations of the zooplankton - Trans. Amer. Micr. Soc. 76 - p. 225-245.

EINARSSON, H. - 1945 - Euphausiacea. I : Northern Atlantic species. Dana Rep. 27 - p. 1-185.

ENRIGHT, J.T. et W.M. HAMNER - 1967 - Vertical diurnal migration and endogenous rythmicity. Science 157 (3791) - p. 937-941.

FAGER, E.W. et J.A. McGOWAN - 1963 - Zooplankton species groups in the North Pacific. Science 140 (3566) - p. 453-460.

FIELDS, G. - 1965 - The structure, development, food relations, reproduction and life history of the squid Loligo opalescens BERRY. Fish. bull. U.S. 131 - 108 pp.

FISHER, L.R. et E.H. GOLDIE - 1959 - The food of Meganyctiphanes norvegica with an assessment of the contributions of its components to the vitamin A reserves of the animal. J. Mar. biol. Ass. U.K. 38 (2) - p. 291-312.

FISHER, L.R., S.K. KON et S.Y. THOMPSON - 1953 - Vitamin A and carotenoids in some mediterranean crustacea with a note on the swarming of Meganyctiphanes. Bull. Inst. Oceanogr. Monaco. 1021 - p. 1-19.

FISHER, L.R., S.K. KON et S.Y. THOMPSON - 1955 - Vitamin A and carotenoids in certain invertebrates III. Euphausiacea. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 34 (1) - p. 81-100.

FLEMINGER, A. et R.I. CLUTTER - 1965 - Avoidance of towed nets by zooplankton Limnol. and oceanogr. 10 (1) - p. 96-104.

FORRESTER, W.D. - 1964 - Thermocline structure in the Equatorial Pacific. J. Mar. Res. 22 (2) - p. 142-151.

FORSYTH, C.T. et L.T. JONES - 1966 - Swarming of Thysanoessa longicauda (Krøyer) in the Shetland Islands. Nature Lond. 212 (5069) - p. 1467-1468.

FOURMANOIR, P. - 1969 - Contenus stomacaux d'Alepisaurus (poissons) dans le Sud ouest Pacifique. Cah. ORSTOM Sér. Océanogr. VII (4) - p. 51-60.

FOURMANOIR, P. - (sous presse). Liste des espèces de poissons contenus dans les estomacs de thons jaunes, Thunnus albacares, et de thons blancs, Thunnus alalunga. Cah. ORSTOM. Sér. Océanogr.

FOWLER, G.H. - 1905 - Appendix on the vertical distribution of the Schizopoda. Trans. Linn. Soc. London Zool. Ser. 2 - 10 - p. 122-129.

FOWLER, S.W. et L.F. SMALL - 1967 - Moulting of Euphausia pacifica as a possible mechanism for the vertical transport of Zinc-65 in the sea. Int. J. Oceanol. Limnol. 1 (4) p. 237-245.

FOXON, G.E.H. - 1940 - The reactions of certain mysids to stimulation by light and gravity. J. Mar. biol. Ass. U.K. 24 (1) - p. 89-98.

FOXTON, P. - 1963 - An automatic opening-closing device for large plankton nets and midwater trawls. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 43 (2) p. 295-308.

FRANQUEVILLE, C. - 1970 - Etude comparative de macroplancton en Méditerranée Nord-occidentale par plongées en soucoupe SP 350 et pêches au chalut pélagique. Mar. Biol. 5 (3) - p. 172-179.

FRASER, F.C. - 1936 - On the development and distribution of the young stages of Krill (Euphausia superba). Discovery Rep. XIV - p. 1-192.

FRASER, J.H. - 1962 - The role of Ctenophores and Salps in zooplankton production and standing crop. Rapp. Cons. Explor. Mer. 153 - p. 121-123.

FRASER, J.H. - 1966 - Zooplankton sampling. Nature Lond. 211 (5052) - p. 915-916.

FRASER, J.H. - 1968 - Standardization of zooplankton sampling methods at sea. Zooplankton sampling-UNESCO Monographs on oceanographic methodology 2 - part II - p. 147-174.

FRONTIER, S. - 1969 - Méthodes d'analyse statistique applicables à l'écologie du plancton (Exposés présentés au Centre ORSTOM de Nouméa) - 33 pp. multigr.

FROST, W.E. - 1932 - Observations on the reproduction of Nyctiphanes couchii and Meganyctiphanes norvegica off the South Coast of Ireland. Proc. Roy. Irish Acad. XL (B) 14 - p. 194-232.

FROST, W.E. - 1934 - The occurrence and development of Euphausia krohnii off the South West Coast of Ireland. Proc. Roy. Irish. Acad. XLII (B) - p. 17-46.

FURNESTIN, M.L. - 1957 - Chaetognathes et zooplancton du secteur atlantique Marocain. Rev. Trav. Inst. Pêch. Marit. 21 (1-2) - 356 pp.

FURNESTIN, M.L. - 1964 - Les indicateurs planctoniques dans la baie ibéro-marocaine. Rev. Trav. Inst. Pêch. Marit. 28 (3) - p. 257-264.

FURNESTIN, M.L. - 1968 - Le zooplancton de la Méditerranée (bassin occidental). Essai de synthèse. J. Cons. 32 (1) - p. 25-69.

FURNESTIN, M.L. - 1970 - La notion d'indicateur. C.I.E.S.M. - Monaco. Journées Etud. Planctonol. p. 21-26.

FURNESTIN, M.L., C. MAURIN, J.Y. LEE, et R. RAIMBAULT - 1966 - Eléments de planctonologie appliquée. Rev. Trav. Inst. Pêch. Marit. 30 (2-3) - p. 117-278.

GARCIA, S., P. PETIT et J.P. TROADEC - 1970 - Biologie de Penaeus duorarum (Burkenroad) en Côte d'Ivoire : Croissance. Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan - I (2) - p. 17-48.

GEHRINGER, J.W. et W. ARON - 1968 - Field techniques. Zooplankton sampling. UNESCO monographs on oceanographic methodology - 2 - part I (6) - p. 87-104.

GENTHE, H.C. - 1969 - The reproductive biology of Sergestes similis (Decapoda, Natantia). Mar. biol. 2 (3) - p. 203-217.

GHIDALIA, W. et F. BOURGOIS - 1961 - Influence de la température et de l'éclairement sur la distribution des crevettes des moyennes et grandes profondeurs. Stud. Rev. gen. Fish. Coun. Medit. 16 53 pp.

GIESE, A.C. - 1959 - Comparative physiology : annual reproductive cycles of marine invertebrates. Annu. Rev. Physiol. 21 - p. 547-576.

GRANDPERRIN, R. - 1967 - Etude comparative d'échantillons de macroplancton et de micronecton récoltés par trois filets différents. Cah. ORSTOM Sér. Océanogr. V (4) - p. 13-29.

GRANDPERRIN, R. - 1969 - Couches diffusantes dans le Pacifique équatorial et sud-tropical. Cah. ORSTOM Sér. Océanogr. VII (1) - p. 99-112.

GRANDPERRIN, R. et C. CABOCHE - 1968 - Aperçu sur l'action des procédés de conservation sur la biomasse d'organismes micronectoniques et macroplanctoniques. J. Cons. 32 (2) - p. 209-215.

GRANDPERRIN, R. et M. LEGAND - 1967 - Influence possible du système des courants équatoriaux du Pacifique sur la répartition et la biologie de deux poissons bathypélagiques. Cah. ORSTOM Sér. Océanogr. V (2) - p. 69-77.

GRANDPERRIN, R. et M. LEGAND - 1970 - Contribution à la connaissance des Alepisaurus (pisces) dans le Pacifique équatorial et sud-tropical. Cah. ORSTOM Sér. Océanogr. VIII (3) - p. 11-34.

GRANDPERRIN, R. et A. MICHEL - 1969 a - Evaluation des poids humides de micronecton après centrifugation Mar. biol. 4 (2) - p. 139-142.

GRANDPERRIN, R. et A. MICHEL - 1969 b - Efficiences comparées de filets à plancton coniques de mêmes dimensions et de mailles différentes. I. Etudes générales. J. Cons. 33 (1) - p. 53-66.

GRANDPERRIN, R. et A. MICHEL - 1970 - Emploi du chalut pélagique Isaacs-Kidd 10 pieds dans les eaux équatoriales du Pacifique. Mar. biol. 7 (4) - p. 273-284.

GRANDPERRIN, R. et J. RIVATON - 1966 - "CORIOLIS", croisière "Alizé" : individualisation de plusieurs ichtyofaunes le long de l'équateur. Cah. ORSTOM Sér. Océanogr. IV (4) - p. 35-49.

GRIFFITHS, R.C. - 1963 - Analysis of variance of zooplankton catches from expedition Tempo. Scripps Intn. Oceanogr. SIO ref. 63-22 - p. 12-13.

GUEREDRAT, J.A., R. GRANDPERRIN et C. ROGER - (sous presse) - Diversité spécifique dans le Pacifique équatorial : évolution de l'écosystème Cah. ORSTOM Sér. Océanogr.

GULLAND, J.A. - 1970 - Food chain studies and some problems in world fisheries.in : Marine Food Chains - J.H. STEELE ed. - Univ. Calif. Press. p. 296-315.

HAEDRICH, R.L. - 1964 - Food habits and young stages of North Atlantic Alepisaurus (Pisces, Iniomi) - Breviora 201 - p. 1-15.

HAND, C.H. et L.D. BERNER - 1959 - Food of the Pacific Sardine (Sardinops caerulea). Fish. bull. U.S. 164 (60) - p. 175-184.

HANSEN, H.J. - 1910 - The schizopoda of the Siboga expedition - Siboga exped. 37 - p. 1-123.

HANSEN, H.J. - 1916 - The Euphausiid crustaceans of the Albatross expedition to the Philippines 1907-1910 - Proc. U.S. Nat. Mus. 49 - p. 635-654.

HANSEN, K.V. - 1951 - On the diurnal migration of zooplankton in relation to the discontinuity layer. J. Cons. 17 (3) - p. 231-241.

HANSEN, K.V. - 1960 - Investigations on the quantitative and qualitative distribution of zooplankton in the southern part of the Norvegian sea. Medd. Danm. Fisk. Havundersøg. II (23) - p. 3-53.

HARDER, W. - 1968 - Reactions of plankton organisms to water stratification. Limnol. and oceanogr. 13 (1) - p. 156-168.

HARDY, A.C. - 1924 - The herring in relation to its animate environment. I. The food and feeding of the herring with special reference to the East Coast of England. Fish. Invest. Lond. 1. VII (3).

HARDY, A.C. - 1955 - A further example of the patchiness of plankton distributions. Deep sea Res. (Suppl. vol. 3) - p. 7-11.

HARDY, A.C. - 1965 - The Krill - an ocean harvest of the future ? New Scient. 27 - p. 41-43.

HARDY, A.C. et R. BAINBRIDGE - 1954 - Experimental observations on the vertical migration of plankton animals. J. Mar. biol. Ass. U.K. 33 (2) - p. 409-448.

HARDY, A.C. et E.R. GUNTHER - 1939 - The plankton of the South Georgia whaling grounds. Discovery Rep. 11. 456 pp.

HARRIS, J.E. - 1953 - Physical factors involved in the vertical migration of zooplankton. Quart. J. micr. Sci. 94. p. 537-550.

HARRIS, J.E. - 1963 - The role of endogenous rythms in vertical migration. J. Mar. biol. Ass. U.K. 43 (1) - p. 153-166.

HARRIS, J.E. et U.K. WOLFE - 1956 - A laboratory study of vertical migration. Proc. Roy. Soc. B. 144 - p. 329-354.

HARTLEY, C.H., J. FISHER et F.C. SCOTT - 1936 - The marine foods of birds in an inland fjord region in West Spitzbergen. J. anim. ecol. 5 (2) - p. 1-172.

HEINLE, D.R. - 1969 - Temperature and zooplankton. Chesapeake Sci. 10 (3-4) p. 186-209.

HEINRICH, A.K. - 1960 - The horizontal distribution of Copepods in the Central Pacific and the factors determining it. Trud. Inst. Okeanol. 41 - p. 31-41.

HEINRICH, A.K. - 1961 - Seasonal phenomena in plankton of the world ocean. II. Low latitudes. Okeanologia 1 (3) - p. 485-497.

HEINRICH, A.K. - 1962 a - The life histories of plankton animals and seasonal cycles of plankton communities in the oceans. J. Cons. 27 (1) - p. 15-24.

HEINRICH, A.K. - 1962 b - Peculiarities of the main plankton communities in the Pacific. Trud. Inst. Okeanol. LVIII - p. 114-134.

HEINRICH, A.K. - 1963 - Peculiarities of the age composition of Copepod populations in the tropical region of the Pacific. Okeanologia III (1) - p. 88-99.

HEINRICH, A.K. - 1968 a - Quantitative distribution of the plankton animals in the west Pacific. Trud. Inst. Okeanol. - p. 29-86.

HEINRICH, A.K. - 1968 b - Composition and quantitative distribution of zooplankton in the Central Pacific. Trud. Inst. Okeanol. - p. 87-102.

HERMAN, S.S. - 1963 - Vertical migration of the opossum shrimp Neomysis americana - Limnol. and Oceanogr. 8 (2) - p. 228-238.

HESTER, F.J., D.C. AASTED et R.W. GILKEY - 1963 - The Bathykymograph, a depht-time recorder. Spec. Sci. Rep. U.S. Fish wildl. Serv. Fish. 411 - 5 pp.

HICKLING, C.F. - 1925 - Notes on Euphausiids. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 13 (3)- p. 735-745.

HILL, M.N. (ed) - 1963 - The Sea. Interscience Publ. NY. and Lond. Vol. 2 - 554 pp.

HIRANO, T., T. KIKUCHI, K. INO, N. TANOUE, T. TAGUCHI et I. OKADA - 1964 - Contents of inorganic substances and Vitamin B. 12 in Euphausia. J. Tokyo Univ. Fish. 50 (2) - p. 65-70.

HISARD, P. et F. JARRIGE - 1966 - Contribution to the study of the intermediate waters in the equatorial and south intertropical regions of the Pacific ocean. 11ème Pacif. Sci. Congr. Tokyo. 3 pp. multigr.

HISARD, P. et F. JARRIGE - 1967 - Le courant de Cromwell à 170°E et sa structure physico-chimique. 14ème Assemblée Générale UGGI - Berne.

HISARD, P., Y. MAGNIER et B. WAUTHY - 1969 - Comparison of the hydrographic structure of Equatorial waters North of New Guinea and at 170°E- J. Mar. res. 27 (2) - p. 191-205.

HISARD, P., J. MERLE et B. VOITURIEZ - 1970 - The Equatorial Undercurrent at 170°E. in March and April 1967 - J. Mar. Res. 28 (3) - p. 281-303.

HISARD, P. et B. PITON - 1969 - La distribution du nitrite dans le système des courants équatoriaux de l'océan Pacifique. J. Cons. 32 (3)- p. 303-317.

HIYAMA, Y. et F. YASUDA - 1957 - The method of utilization of plankton by fishes. Rec. oceanogr. wks. Jap. 12 (2) - p. 67-70.

HOLT, E.W.L. et W.M. TATTERSALL - 1905 - Schizopodous crustacea from the North-East Atlantic slope. Annu. Rep. Fish. Ireland. 1902-1903. part II - app. IV - p. 92-152.

HOPKINS, T.L. - 1966 - A volumetric analysis of the catch of the Isaacs-Kidd midwater trawl, and two types of plankton nets in the Antarctic. Aust. J. Mar. Freshw. Res. 17 (2) - p. 147-154.

HOPPER, A.F. - 1960 - The resistance of marine zooplankton of the Caribbean and South Atlantic to changes in salinity. Limnol. and oceanogr. 5 (1) - p. 43-47.

HUBBS, C.I. et R.L. WISNER - 1953 - Food of Marlin in 1951 off San Diego region. Calif. Fish. Game. 39 (1) - p. 127-131.

Il'ICHEV, Ye. F. - 1967 - The chemical composition of Krill and its use for feed and food purposes. Soviet Fishery Research on the Antarctic Krill. R.N. Burukovskiy ed. - p. 55-60.

ISAACS, J.D. et L.W. KIDD - 1953 - Isaacs-Kidd midwater trawl. Final Report. Scripps Instn. oceanogr. Oceanographic Equipment Report. SIO ref. 53-3 - 18 pp.

ISTOSHIN, Y.V. - 1966 - Features of water temperature distribution in the equatorial zone of the Pacific ocean. Oceanology 6 (1) - p. 36-41.

ITOH, K. et T. HANAOKA - 1968 - Experimental observations on the vertical migration of zooplankton under changes of light intensity (en Jap.) J. oceanogr. Soc. Japan. 24 (3) - p. 87-93.

IVANOV, B.G. - 1970 - On the biology of the Antarctic Krill Euphausia superba- Mar. Biol. 7 (4)- p. 340-351.

IVERSEN, T.B. - 1962 - Food of Albacore tuna, Thunnus germo (Lacépède) in the Central and North-eastern Pacific. Fish. Bull. U.S. 62 (214) p. 459-481.

JARRIGE, F. - 1968 - On the Eastward flow of water in the Western Pacific, South of the Equator. J. Mar. Res. 26 (3) - p. 286-289.

JENSEN, J.P. - 1958 - The relation between body size and the number of eggs in marine malacostrakes. Medd. Danm. Fish. Havundersøg. N.S. II (19) - p. 1-25.

JERDE, C.W. - 1967 - A comparison of Euphausiid shrimp collections made with a micronekton net and a one-meter net. Pacif. Sci. XXI (2) - p. 178-181.

JERDE, C.W. et R. LASKER - 1965 - Molting of Euphausiid shrimps : shipboard observations. Limnol. and oceanogr. 11 (1) - p. 120-123.

JOHANNES, R.E. et M. SATOMI - 1966 - Composition and nutritive value of fecal pellets of a marine crustacean. Limnol. and oceanogr. 11 (2) - p. 191-197.

JOHN, D.D. - 1936 - The southern species of the genus Euphausia. Discovery Rep. XIV. - p. 193-324.

JOHNSON, M.W. et E. BRINTON - 1963 - Biological species, water masses and currents. in : The Sea, vol. 2 - M.N. Hill ed. Interscience Publ. N.Y. and Lond. - p. 381-414.

JOHNSTON, R. - 1962 - An equation for the depht distribution of deep-sea zooplankton and fishes. Rapp. Cons. Explor. Mer. 153 - p. 217-219.

JONES, L.T. - 1969 - Continuous plankton records : studies on the zooplankton east of Newfoundland and Labrador, with particular reference to the euphausiid Thysanoessa longicaudata (Krøyer). Bull. Mar. Ecol. VI (8) - p. 275-300.

JØRGENSEN, C.B. - 1962 - The food of filter-feeding organisms. Rapp. Cons. Explor. Mer. 153 - p. 99-107.

JØRGENSEN, C.B. - 1966 - Biology of suspension feeding. Pergamon Press. N.Y. 357 pp.

KAMPA, E.M. - 1965 - The euphausiid eye, a re-evaluation. Vision Res. 5 - p. 475-481.

KAMPA, E.M., B.P. BODEN et B.C. ABBOT - 1959 - Electrical response to illumination of the Euphausiid crustacean eye. Nature Lond. 183 (4678) - p. 1820-1821.

KASAHARA, H. - 1970 - Commercial fisheries - Scientific exploration of the South-Pacific. SCOR Symposium 1968. La Jolla. W.S. Wooster ed. p. 252-257.

KAZUO-SANO - 1959 - The remarkable survival of fouling organisms subjected to great pressures (abstract). Int. Oc. Congr. AAAS. Wash. M. Sears ed. - T.I. - p. 381.

KING, J.E. - 1954 - Variations in zooplankton abundance in the Central Equatorial Pacific 1950-1952. Symp. Mar. Freshw. Plankt. Indo-Pac. Madras. - p. 1-8.

KING, J.E. - 1958 - Variations in abundance of zooplankton and forage organisms in the Central Pacific in respect to the Equatorial upwelling - Proc. 9th. Pacif. Sci. Congr. 16 - p. 98-107.

KING, J.E. et J. DEMOND - 1953 - Zooplankton abundance in the Central Pacific. Fish. Bull. U.S. 54 (82) - p. 111-144.

KING, J.E. et M.S. DOTY - 1957 - Preliminary report on expedition Eastropic. Spec. Sci. Rep. U.S. Fish. Wildl. Serv. Fish. 201 - p. 1-155.

KING, J.E. et T.S. HIDA - 1955 - Vertical distribution of zooplankton in the Central Equatorial Pacific. Spec. Sci. Rep. U.S. Fish. Wildl. Serv. - Fish. 144 - 22 pp.

KING, J.E. et T.S. HIDA - 1957 a - Zooplankton abundance in Hawaiian waters - Spec. Sci. Rep. U.S. Fish. Wildl. Serv. - Fish. 221 - 23 pp.

KING, J.E. et T.S. HIDA - 1957 b - Zooplankton abundance in the Central Pacific, part II - Fish. Bull. U.S. 57 (118) - p. 365-395.

KING, J.E. et I.I. IKEHARA - 1956 - Comparative study of food of Bigeye and Yellowfin tuna in the Central Pacific. Fish. Bull. U.S. 57 (108) - p. 61-85.

KING, J.E. et R.T.B. IVERSEN - 1962 - Midwater trawling for forage organisms in the Central Pacific 1951-1956. Fish. Bull. U.S. 62 (210) - 271-321.

KINNE, O. - 1963 - The effects of temperature and salinity on marine and brackish water animals. I : temperature - in : Oceanography and Marine Biology, H. BARNES ed. - (I) p. 301-340.

KINZER, J. - 1966 - Organisms of deep-scattering layers in extremely oxygen deficient waters (abstract). 2ème Int. oc. congr. Moscou. p. 194.

KINZER, J. - 1969 - On the quantitative distribution of zooplankton in deep-scattering layers. Deep-sea Res. 16 (2) - p. 117-125.

KNIGHT-JONES, E.W. et E. MORGAN - 1966 - Responses of marine animals to changes in hydrostatic pressure. Oceanogr. Mar. Biol. IV - p. 267-299.

KNOX, G.A. - 1970 - Biological oceanography of the South Pacific. Scientific exploration of the South Pacific. SCOR Symposium 1968 - La Jolla - W.S. Wooster ed. - p. 155-182.

KOHLER, A.C. et D.N. FITZGERALD - 1969 - Comparisons of food of cod and haddok in the Gulf of St. Lawrence and on the Nova Scotia banks. J. Fish. Res. Bd. Can. 26 (5) - p. 1273-1287.

KOMAKI, Y. - 1957 - On the Esada (Euphausia pacifica) fishery in the vicinity of the Ojika peninsula. Inform. Whales Res. Inst. 70 - p. 10-17.

KOMAKI, Y. - 1967 a - On the early metamorphosis of Nematoscelis difficilis HANSEN (Euphausiacea, crustacea). Inform. Bull. Planktol. Jap. (Commemoration number of Dr. Y. Matsue). - p. 101-108.

KOMAKI, Y. - 1967 b - On the surface swarming of euphausiid crustaceans. Pacif. Sci. 21 (4) - p. 433-448.

KOMAKI, Y. et Y. MATSUE - 1958 - Ecological studies on the Euphausiacea distributed in the Japan sea. Rep. Surv. war. Tsushima Curr. reg. - Expl. mar. resour. 2 - p. 146-159.

KORT, V.G. - 1962 - La 34ème croisière du Vitiaz (en russe). Okeanologiia 2 (3) - p. 564-571.

KOTORI, M. - 1969 - Vertical distribution of chaetognaths in the Northern North Pacific and Behring sea. Bull. Plankton Soc. Jap. 16 (1) p. 52-57.

KRAMER, D. - 1969 - Synopsis of the biological data on the Pacific Mackerel Scomber japonicus - FAO Fisheries Synopsis n° 40 Circular 302 18 pp.

KURATA, H. - 1962 - Studies on the age and growth of crustacea. Bull. Hokkaido Fish. Res. Lab. 24 - p. 1-115.

LACROIX, G. - 1961 - Les migrations verticales journalières des Euphausides à l'entrée de la baie des Chaleurs. Nat. Canad. 93 (11) - p. 257-317.

LANCE, J. - 1962 - Effects of water of reduced salinity on the vertical migration of zooplankton. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 42 (2) - p. 131-154.

LASKER, R. - 1960 - Utilization of organic carbon by a marine crustacean : analysis with Carbon 14 - Science 131 (3407) - p. 1098-1100.

LASKER, R. - 1964 - Moulting frequency of a deep-sea crustacean, Euphausia pacifica. Nature Lond. 203 (4940) - p. 96.

LASKER, R. - 1966 - Feeding, growth, respiration and carbon utilization of a Euphausiid crustacean. J. Fish. Res. Bd. Can. 23 (9) - p. 1291 - 1317.

LEAVITT, B.B. - 1935 - A quantitative study of the vertical distribution of the larger zooplankton in deep water. Biol. bull. 68 - p. 115-130.

LEAVITT, B.B. - 1938 - The quantitative vertical distribution of macrozooplankton in the Atlantic ocean basin. Biol. bull. 74 - p. 376-394.

LEBOUR, M.V. - 1924 - The Euphausiids in the neighborhood of Plymouth and their importance as herring food. J. Mar. Biol. Ass. UK. 13 (3) - p. 402-431.

LE BOURHIS, J. et B. WAUTHY - 1969 - Quelques aspects de la production primaire le long du méridien 170°E. entre 20°S et 5°N. Cah. ORSTOM Sér. Océanogr. VII (4) - p. 83-93.

LEGAND, M. - 1961 a - Aspects des recherches océanographiques dans le Pacifique Sud. Cah. Pacif. 3 - p. 1-52.

LEGAND, M. - 1961 b - Contenus stomacaux des Albacores et Yellowfins capturés à la longue ligne par l'ORSOM III. (non publié) - 9 pp. multigr.

LEGAND, M., P. BOURRET, J.A. GUEREDRAT, A. MICHEL, R. REPELIN et C. ROGER - 1971 a - Ecological aspects of the plankton and micronekton in the Eastern Indian Ocean. Symposium on Indian Ocean and adjacent seas - Abstracts of papers - Contrib. n° 85 - p. 51-52.

LEGAND, M., P. BOURRET, P. FOURMANOIR, R. GRANDPERRIN, J.A. GUEREDRAT, A. MICHEL, P. RANCUREL, R. REPELIN, et C. ROGER. - 1971 b - On trophic relationships at higher levels of the food chain in the tropical Pacific ocean - 12ème Pacific Science Congress-Canberra - A7.

LEGAND, M. et B. WAUTHY - 1961 - Importance présumée d'Alepisaurus sp. dans le cycle biologique des thons de longue ligne au large de la Nouvelle-Calédonie. (non publié) - 7 pp. multigr.

LEGENDRE, R. - 1940 - La faune pélagique de l'Atlantique au large du Golfe de Gascogne, recueillie dans les estomacs de Germon (III). Ann. Inst. Oceanogr. XX - p. 127-310.

LEMASSON, L. et B. PITON - 1969 - Le contre-courant de Cromwell et la distribution verticale de quelques propriétés physico-chimiques des eaux équatoriales. Cah. ORSTOM. Sér. Océanogr. VII (1) - p. 73-81.

LERESTE, L. - 1969 - Contribution à l'étude du zooplancton, et plus particulièrement des Euphausiacea au large de Nosy Be (Madagascar). Cah. ORSTOM Sér. Océanogr. VII (4) - p. 39-50.

LEWIS, J.B. - 1954 - The occurrence and vertical distribution of the Euphausiacea of the Florida current. Bull. Mar. Sci. Gulf. Caribb. 6 (3) - p. 179-199.

LEWIS, R.C. - 1929 - The food habits of the California sardine in relation to the seasonal distribution of microplankton - Bull. Scripps Instn. Oceanogr. Tech. ser. 2 (3) - p. 155-180.

LING, S.W. et M.C. KOSOL SURIYONG - 1954 - Notes on the utilization of zooplankton for food in Thailand. Symposium on marine and freshwater plankton in the Indo-Pacific - p. 55-57.

LOCK, A.R. et I.A. Mc LAREN - 1970 - The effects of varying and constant temperature on the size of a marine copepod. Limnol. and oceanogr. 15 (4) - p. 638-640.

LONGHURST, A.R. - 1967 a - Vertical distribution of zooplankton in relation to the eastern Pacific oxygen minimum - Deep-sea Res. 14 (1) - p. 51-63.

LONGHURST, A.R. - 1967 b - Diversity and trophic structure of zooplankton communities in the California current. Deep-Sea Res. 14 (4) - p. 393-408.

LUBNY-GERTZYK, E.A. - 1968 - Distribution of zooplankton in the region where different water masses interact. Sarsia. 34 - p. 273-276.

Mc DONALD, R. - 1927 - Food and habits of Meganyctiphanes norvegica - J. Mar. biol. Ass. UK. 14(3) - p. 753-784.

Mc DONALD, R. - 1928 - The life history of Thysanoessa raschii. J. Mar. biol. Ass. UK. 15 - p. 57-79.

Mc GOWAN, J.A. et V.J. FRAUNDORF - 1966 - The relationship between size of net used and estimates of zooplankton diversity. Limnol. and oceanogr. 11 (4) - p. 456-469.

Mc GREGOR, J.S. - 1966 - Synopsis on the biology of the Jack Mackerel (Trachurus symmetricus). Spec. Sci. Rep. U.S. Fish. Wildl. Serv. Fish. 526 - 16 pp.

Mc. HUGH, J.L. - 1952 - The food of Albacore (Germo alalunga) off California and Baja California. Bull. Scripps. Instn. Oceanogr. 6 (4) - p. 161-172.

MACKINTOSH, N.A. - 1934 - Distribution of the macroplankton in the Atlantic sector of the Antarctic. Discovery Rep. IX - p. 65-160.

MACKINTOSH, N.A. - 1967 - Maintenance of living Euphausia superba and frequency of moults. Norsk. Hvalfangst tid. 5 - p. 97-102.

MACKINTOSH, N.A. - 1968 - The swarming of Krill and problems of estimating the standing stock. SCAR-SCOR - IAPO-IUBS Symposium on Antarctic oceanography-Scott Polar Research Institute. p. 259-260.

Mc LAREN, I.A. - 1963 - Effects of temperature on growth of zooplankton and the adaptive value of vertical migration. J. Fish. Res. Bd. Can. 20 (3) - p. 685-727.

Mc LAREN, I.A. - 1965 - Some relationships between temperature and egg number, body size, development rate and fecundity of the copepod Pseudocalanus. Limnol. and oceanogr. 10 (4) - p. 528-538.

Mc NAUGHT, D.C. et A.D. HASLER - 1964 - Rate of movements of populations of Daphnia in relation to changes in light intensity. J. Fish. Res. Bd. Can. 21 (2) - p. 291-318.

MAJOR, R.L. et H.H. SHIPPEN - 1970 - Synopsis of biological data on Pacific ocean Perch Sebastodes alutus - FAO Fisheries Synopsis n° 79 - Circular 347 - 38 pp.

MANZER, J.I. - 1969 - Stomach contents of juvenile Pacific salmon in Chatham Sound and adjacent waters. J. Fish. Res. Bd. Can. 26 (8) - p. 2219-2223.

MARGALEF, R. - 1957 - La teoria de la informacion en ecologia. Mem. R. Acad. Barcelona 32 (13) - p. 373-449.

MARGALEF, R. - 1967 a - Ecologia marina - Fundacion La Salle - Caracas. 711 pp.

MARGALEF, R. - 1967 b - The food web in the pelagic environment - Helgöland. Wiss. Meeresunters 15 (1-4) - p. 548-558.

MARGALEF, R. - 1969 - Diversity and stability : a practical proposal and a model of interdependance in diversity and stability in ecological systems - Brookhaven symposium in Biology. 22 - p. 25-37.

MARR, J.W.S. - 1962 - The natural history and geography of the Antarctic Krill Euphausia superba. Discovery Rep. XXXII - p. 33-464.

MARSHALL, N.B. - 1954 - Aspects of Deep-sea biology - Hutchinson (London). 380 pp.

MARSHALL, S.M. et A.P. ORR - 1955 - The biology of a marine copepod. Oliver and Boyd - 188 pp.

MARUMO, R. - 1957 - Plankton as the indicator of water masses and ocean currents. Oceanogr. Mag. 9 - p. 55-63.

MAUCHLINE, J. - 1960 - The biology of Euphausiid crustacean Meganyctiphanes norvegica. Proc. Roy. soc. Edin. (B). 67 (2) - p. 141-179.

MAUCHLINE, J. - 1966 a - Estimation of fecundity in Euphausiacea (crustacea) (abstract). 2ème int. oc. congr. Moscou. p. 247.

MAUCHLINE, J. - 1966 b - The biology of Thysanoessa raschii with a comparison of its diet with that of Meganyctiphanes norvegica. Some contemporary studies in marine science - p. 493-510.

MAUCHLINE, J. - 1967 - Feeding appendages of the Euphausiacea (crustacea) J. zool. Lond. 153 - p. 1-43.

MAUCHLINE, J. - 1968 - The development of the eggs in the ovaries of Euphausiids and estimation of fecundity. Crustaceana 14 (2) - p. 155-163.

MAUCHLINE, J. et L.R. FISHER - 1969 - The biology of Euphausiids. Advances in Marine Biology 7 - 454 pp.

MEHL, J.A.P. - 1969 - Food of the Barracouta (Teleostei : Gempylidae) in eastern Cook Strait - N.J.Z. Mar. Freshw. Res. 3 (3) - p. 389 - 394.

MERLE, J., H. ROTSCHI et B. VOITURIEZ - 1969 - Zonal circulation in the tropical western south Pacific at 170°E. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. Oceanogr. (Special number. Prof. Uda's commemorative papers) - p. 91-98.

MICHEL, A. et R. GRANDPERRIN - 1969 - Aperçu sur la distribution verticale du micronecton dans le Pacifique ouest Equatorial (170°E). Cah. ORSTOM sér. océanogr. VII (2) - p. 45-52.

MICHEL, A. et R. GRANDPERRIN - 1970 - Sélection du chalut pélagique Isaacs-Kidd 10 pieds. Mar. Biol. 6 (3) - p. 200-212.

MICHEL, A. et R. GRANDPERRIN - 1971 - Traitement des récoltes micronectoniques. Mar. Biol. 8 (3) - p. 238-242.

MICHEYEV, B.I. - 1967 - On the biology and fisheries of certain fishes from the Patagonian shelf (Falkland region) and the Scotia sea. Soviet Fishery Research on the Antarctic Krill. R.N. Burukovskiy ed. - p. 85-93.

MONJALLON, A. - 1958 - Introduction à la méthode statistique. Vuibert. Paris - 278 pp.

MOORE, H.B. - 1950 - The relation between the scattering layer and the Euphausiacea. Biol. bull. 99 (2) - p. 181-212.

MOORE, H.B. - 1952 - Physical factors affecting the distribution of Euphausiids in the North Atlantic. Bull. Mar. Sci. Gulf. Caribb. 1 (4)- p. 278-305.

MOORE, H.B. - 1962 - Marine Ecology - Wiley and sons, N.Y. 493 pp.

MOORE, H.B. et E.G. CORWIN - 1956 - The effects of temperature, illumination and pressure on the vertical distribution of zooplankton. Bull. Mar. Sci. Gulf. Caribb. 6 (4) - p. 273-287.

MOORE, H.B., H. OWRE, E.C. JONES et T. DOW - 1953 - Plankton of the Florida current III : the control of the vertical distribution of zooplankton in the daytime by light and temperature. Bull. Mar. Sci. Gulf. Caribb. 3 (2) - p. 83-95.

MURATA, M. et ARAYA - 1970 - Ecological studies on squid Todarodes pacificus in the waters off the North-east coast of Hokkaido in 1968. Bull. Hokkaido Fish. Res. Lab. 36 - p. 1-17.

NAKAMURA, E.L. - 1961 - The establishment and behaviour of Skipjack (Katsuwonus pelamis) in captivity. Pacific Tuna Biology Conference - Honolulu - Paper IV (2) - 24 pp.

NAKAMURA, E.L. - 1967 - Abundance and distribution of zooplankton in Hawaian waters. 1955-1956 - Spec. Sci. Rep. U.S. Fish. Wildl. Serv. Fish. 544 - 37 pp.

NAUMOV, A.G. - 1962 - Certain features in the distribution and biology of Euphausia superba DANA - Inf. byulleten' Sovetskoy antarkticheskoy ekspeditsii - 36 - p. 36-40.

NEMOTO, T. - 1965 - Euphausiids in the Kuroshio region. Inform. Bull. planktol. Jap. 12 - p. 24-36.

NEMOTO, T. - 1966 - Feeding of baleen whales and krill, and the value of krill as a marine resource in the Antarctic. Symposium on Antarctic oceanography. p. 240-253.

NEMOTO, T. - 1967 - Feeding pattern of Euphausiids and differenciations in their body characters. Inform. bull. planktol. Jap. (Commemoration number of Dr. Y. Matsue) - p. 239-260.

NEMOTO, T. - 1968 - Chlorophyll pigments in the stomach of Euphausiids. J. oceanogr. Soc. Japan. 24 (5) - p. 153-260.

NEMOTO, T. - 1969 - Euphausiacés dans les couches intermédiaires et profondes. La mer 7 (1) - p. 50-55.

NEMOTO, T., K. ISHIKAWA et K. KAMADA - 1969 - A short note on the importance of Krill as a marine biological resource in relation to stock of baleen whales. Bull. Jap. Soc. Fish. oceanogr. (special number - Prof. Uda's commemorative papers). p. 217-220.

NEMOTO, T. et Y. SAIJO - 1968 - Trace of chlorophyll pigments in stomachs of deep-sea zooplankton. J. oceanogr. Soc. Japan 24 (6) - p. 46-48.

NEPGEN, C.S. de V. - 1957 - The Euphausiids of the West Coast of South Africa. Invest. Rep. Div. Fish. S. Afr. 28 - 30 pp.

NOEL, J. et J. MERLE - 1969 - Analyse des courants superficiels et subsuperficiels équatoriaux durant une période de six jours à 170° E. Cah. Océanogr. XXI (7) - p. 663-671.

NOEL, J. et H. ROTSCHI - 1966 - Influence of the Cromwell current and of the South Equatorial current on the horizontal distribution of some physico-chemical properties. 11ème. Pacif. Sci. Congr. Tokyo. 3 pp. multigr.

OGILVIE, H.S. - 1934 - A preliminary account of the food of the herring in the North-Western North Sea. Rapp. Cons. Explor. Mer. - 89 (3).

OMALY, N. - 1968 - La répartition en surface du zooplancton de la baie d'Alger et la notion d'essaim. Bull. inst. oceanogr. Alger. 9 - p. 29-72.

OMORI, M. - 1965 - A 160cm opening-closing plankton net. I. Description of the gear. J. Oceanogr. Soc. Japan. 21 (5) - p. 212-218.

OMORI, M. - 1969 - The biology of a Sergestid shrimp, Sergestes lucens Hansen. Bull. oceanogr. Res. inst. Tokyo. 4 - p. 1-83.

OMORI, M., R. MARUMO et Y. AIZAWA - 1965 - A 160cm opening-closing plankton net. II. Some notes on the towing behavior of the net. J. oceanogr. Soc. Japan. 21 (6) - p. 245-252.

ORR, A.P. et S.M. MARSHALL - 1969 - The fertile sea - Whitefriars Press, London. 131 pp.

OSOCHENKO, E.I. - 1967 - An economic evaluation of using krill for making fish meal. Soviet fishery research on the Antarctic Krill. R.N. Burukovskiy ed. p. 79-84.

OUDOT, C., P. HISARD et B. VOITURIEZ - 1969 - Nitrite et circulation méridienne à l'équateur dans l'océan Pacifique occidental. Cah. ORSTOM sér. océanogr. VII (4) - p. 67-82.

OWEN, R.W. et B. ZEITZSCHEL - 1970 - Phytoplankton production : seasonal changes in the oceanic eastern tropical Pacific. Mar. Biol. 7 (1) - p. 32-36.

OZAWA, K., T. YAMADA, M. KIRA et T. SHIMIZU - 1968 - Observations of patches of Euphausia superba. J. Tokyo Univ. Fish. IX (2) - p. 101-109.

PARANJAPE, M.A. - 1967 - Molting and respiration of Euphausiids. J. Fish. Res. Bd. Can. 24 (6) - p. 1229-1240.

PARIN, N.V. - 1968 - Ichtyofauna of the epipelagic zone - (Translated 1970 by Israel Program for Scientific Translations. IPST Cat. n° 5528) - 206 pp.

PAXTON, J.R. - 1967 - Biological notes on Southern California Lanternfishes (family Myctophidae). Calif. Fish Game 53 (3) - p. 214-217.

PEARCY, W.G. - 1970 - Vertical migration of the ocean shrimp, Pandalus jordani : a feeding and dispersal mechanism. Calif. Fish. Game. 56 (2) - p. 125-129.

PEARCY, W.G. et L. HUBBARD - 1964 - A modification of the Isaacs-Kidd midwater trawl for sampling at different depht intervals. Deep-sea Res. 11 (2) - p. 263-264.

PEARCY, W.G. et L.F. SMALL - 1968 - Effects of pressure on the respiration of vertically migrating crustaceans. J. Fish. Res. Bd. Can. 25 (7) - p. 1311-1316.

PERES, J.M. - 1958 - Remarques générales sur un ensemble de 15 plongées effectuées avec le bathyscaphe FNRS III. Ann. Inst. Oceanogr. Monaco 35 (4) - p. 260-285.

PERES, J.M. et L. DEVEZE - 1963 - Océanographie biologique et biologie marine T.II : la vie pélagique. P.U.F. Paris - 511 pp.

PICKARD, G.L. et H. ROTSCHI - 1968 - Structure hydrologique associée au courant de Cromwell dans le Pacifique occidental. C.R. Acad. Sci. Paris 267 - p. 1557-1560.

PICKARD, G.L., H. ROTSCHI et P. RUAL - 1969 - Variations hydrologiques et dynamiques à court terme à l'Equateur par 170°E - Cah. ORSTOM. sér. Océanogr. VII (1) - p. 83-98.

PONOMAREVA, L.A. - 1954 a - Importance of particular species of Euphausiacea as fish and whale food. Trud. inst. okeanol. 8 - p. 200-205.

PONOMAREVA, L.A. - 1954 b - Copepods as food of Euphausiids in the sea of Japan. Dokl. Akad. Nauk. SSSR. 98 - p. 153-154.

PONOMAREVA, L.A. - 1955 - The feeding and distribution of Euphausiids of the sea of Japan. Zool. Zh. 34 - p. 85-97.

PONOMAREVA, L.A. - 1956 - Methods of studying Euphausiids. Trud. Inst. Okeanol. 19 - p. 334-339.

PONOMAREVA, L.A. - 1959 a - Reproduction of Euphausiidae of the sea of Japan and development of their early larval stages. Zool. Zh. 38. p. 1649-1662.

PONOMAREVA, L.A. - 1959 b - The euphausiid plankton of the far eastern seas and North-west Pacific. (abstract). Int. oc. congr. AAAS. Wash. M. Sears ed. T.I. - p. 170.

PONOMAREVA, L.A. - 1963 - Euphausiids of the North Pacific, their distribution and ecology. Trud. Inst. okeanol. (Translated 1966 by Israel Program for Scientific Translations-IPST Cat. n° 1368) -154 pp.

PONOMAREVA, L.A. - 1966 - Quantitative distribution of Pacific Euphausiids. Oceanology 6 (4) - p. 564-566.

PONOMAREVA, L.A. - 1968 - Euphausiids of the Red sea collected in summer 1966 by R.V. "Academician S. Vavilov". Mar. biol. 1 (4) - p. 263-265.

PONOMAREVA, L.A. - 1969 - Investigations on some tropical Euphausiid species of the Indian Ocean. Mar. Biol. 3 (2) - p. 81-86.

PONOMAREVA, L.A., A.G. NAUMOV et V.V. ZERNOVA - 1962 - The feeding of some Euphausiids in the Indian Ocean. Trud. Inst. Okeanol. 58. p. 163 - 166.

POSTEL, E. - 1966 - Les noms des Scombridés - La Pêche Maritime Août 1966 - p. 3-7.

RAE, K.M. - 1960 - Parameters of the marine environment. Perspectives in Marine Biology. Buzzati-Traverso ed. - p. 3-16.

RAITT, D.F.S. - 1968 a - Synopsis of biological data on the Norway pout Trisopterus esmarkii - FAO Fisheries Synopsis n° 33. Rev. 1. 18 pp.

RAITT, D.F.S. - 1968 b - Synopsis of biological data on the Blue Whiting Micromesistius poutassou. FAO. Fisheries Synopsis n° 34. Rev. 1- 20 pp.

REGNAULT, M. - 1969 - Influence de la température et de l'origine de l'eau de mer sur le développement larvaire au laboratoire d'Hippolyte inermis Leach. Vie et Milieu XX - p. 137-152.

REID, J.L. - 1962 - On circulation, phosphate phosphorus content and zoo- plankton volumes in the upper part of the Pacific Ocean. Limnol. and Oceanogr. 7 (3) - p. 287-306.

REINTJES, J.W. et J.E. KING - 1953 - Food of Yellowfin tuna in the Central Pacific. Fish. Bull. US. 81 (54) - p. 91-110.

RENFRO, W.C. et W.G. PEARCY - 1966 - Food and feeding apparatus of two pelagic shrimps. J. Fish. Res. Bd. Can. 23 (12) - p. 1971-1975.

REUBEN, S. - 1968 - A note on the food of Malabar trevally Carangoides mala- baricus from the North-western bay of Bengal. J. Mar. Biol. Ass. India. X (1) - p. 182-183.

RICE, A.L. - 1964 - Observations on the effects of changes of hydrostatic pressure on the behaviour of some marine animals. J. Mar. Biol. Ass. UK. 44 (1) - p. 163-175.

RINGELBERG, J. - 1961 - A physiological approach to an understanding of ver- tical migration. Proc. K. Ned. Akad. Wet. (C) - 64 (4) - p. 489- 500.

ROGER, C. - 1966 - Etude sur quelques espèces d'Euphausiacés de l'Est de l'Océan Indien (110° E). Cah. ORSTOM. Sér. Océanogr. IV (4) - p. 73-103.

ROGER, C. - 1967 a - Note on the distribution of Euphausia eximia and E. gibboides in the Equatorial Pacific. Pacif. Sci. 21 (3) - p. 429-430.

ROGER, C. - 1967 b - Contribution à la connaissance des Euphausiacés du Pacifique Equatorial. Cah. ORSTOM sér. Océanogr. V (1) - p. 29-37.

ROGER, C. - 1967 c - Considérations sur la biologie des Euphausiacés dans les courants équatoriaux du Pacifique. Cah. ORSTOM. sér. Océanogr. V (4) - p. 3-11.

ROGER, C. - 1968 a - Note sur la récolte des Euphausiacés pélagiques. Cah. ORSTOM sér. Océanogr. VI (1) - p. 3-11.

ROGER, C. - 1968 b - Première série d'observations sur les Euphausiacés du Pacifique ouest Equatorial et Tropical sud. Cah. ORSTOM. sér. océanogr. VI (2) - p. 83-96.

ROGER, C. - 1968 c - Euphausiacés des Tuamotous. Cah. ORSTOM. sér. océanogr. VI (3-4) - p. 31-38.

ROGER, C. - 1968 d - Evaluation d'une population planctonique. Mar. Biol. 2 (1) - p. 66-70.

ROGER, C. - (sous presse) - Distribution verticale des Euphausiacés (crustacés) dans les courants équatoriaux de l'océan Pacifique. Mar. Biol.

ROGER, C. et B. WAUTHY - 1968 - Sur une technique de détermination de groupes de tailles, applicable à l'étude de certains organismes planctoniques. J. Cons. 32 (2) - p. 216-225.

ROSSIGNOL, M. - 1968 - Le thon à nageoires jaunes de l'Atlantique Thunnus (Neothunnus) albacares (Bonnaterre). Mémoires ORSTOM n° 25 - 117 pp.

ROTSCHI, H. - 1966 - Propriétés chimiques des eaux équatoriales de l'Océan Pacifique. 2ème int. oc. Congr. Moscou. - 2 pp. multigr.

ROTSCHI, H. - 1967 - On some characteristics of the distribution of nutrient salts in the Equatorial and South Tropical Pacific Ocean. Stud. Trop. Oceanogr. V - p. 260-272.

ROTSCHI, H. - 1968 - Remontée d'eau froide et convergence à l'équateur dans le Pacifique occidental. C.R. Acad. Sci. Paris 267 - p. 1459 - 1462.

ROTSCHI, H. - 1970 - Variations of Equatorial currents. Scientific Exploration of the South Pacific. SCOR Symposium 1968 - La Jolla - W.S. Wooster ed. - p. 75-83.

ROTSCHI, H. et F. JARRIGE - 1968 - Sur le renforcement d'un upwelling équatorial. Cah. ORSTOM. sér. Océanogr. VI (3-4) - p. 87-90.

ROTSCHI, H. et L. LEMASSON - 1968 - Variations observed during two years in the western equatorial Pacific. Advances in Fishery oceanography (Jap. Soc. Fish. oceanogr.) II - p. 13-15.

ROTSCHI, H. et B. WAUTHY - 1969 - Remarques sur le courant de Cromwell. Cah. ORSTOM sér. océanogr. VII (2) - p. 27-43.

RUAL, P. - 1969 - Courants équatoriaux profonds. Deep. sea. Res. 16 - p. 387-391.

RUDAKOVA, V.A. - 1959 - Data on the food of the Atlantic herring. Spec. Sci. Rep. U.S. Fish. Wildl. Serv. Fish. 327. - p. 140-165.

RUDJAKOV, J.A. - 1970 - The possible causes of diel vertical migrations of planktonic animals. Mar. Biol. 6 (2) - p. 98-105.

RUSTAD, D. - 1930 - Euphausiacea, with notes on their biogeography and development. Sci. Res. Norweg. antarct. Exped. I (5) - p. 1-83.

RUUD, J.T. - 1932 - On the biology of southern Euphausiidae. Hvalrad. Skr. 2 - p. 1-105.

SAKAMOTO, I., R. AMANO, Y. OKADA et Y. TOMINAGA - 1967 - Deep-scattering layers as biological resources in the Southern Sea of Japan (I) J. Coll. Mar. Sci. Techn. Tokai. 2 - p. 179-196.

SASAKI, Y., K. INOUE et K. MATSUIKE - 1968 - Distribution of Euphausia superba in the Antarctic Ocean, from view points of the fishing operation. J. Tokyo. Univ. Fish. IX (2) - p. 129-134.

SAVILLE, A. - 1958 - Mesh selection in plankton nets. J. Cons. 23 (2) - p. 192-201.

SCHELTEMA, R.S. - 1966 - Evidence for trans-Atlantic transport of gastropod larvae belonging to the genus Cymatium. Deep. Sea Res. 13 (1) - p. 83-95.

SCHLIEPER, C. - 1959 - The significance of salinity and temperature in sea water for the horizontal and vertical distribution of marine species. An attempt at a physiological analysis of cells and organs (abstract). Int. oc. congr. AAAS. Wash. M. Sears ed. T.I. - p. 250.

SCHWARTZ, D. - 1963 - Méthodes statistiques à l'usage des médecins et des biologistes. Editions médicales Flammarion - Paris - 296 pp.

SCOTT, A. - 1924 - Food of the Irish sea herring in 1923. Proc. Lpool. biol. Soc. 38 - p. 115-119.

SHEARD, K. - 1953 - Taxonomy, distribution and development of the Euphausiacea. Rep. B.A.N.Z. antarct. Exped. B. 8 (1) - p. 1-72.

SHERMAN, K. et HONEY K.A. - 1970 - Vertical movements of zooplankton during a solar eclipse - Nature Lond. 227 (5263) - p. 1156-1158.

SIDORENKO, I.N. - 1963 - Feeding of cod in western greenland waters. Soviet fisheries investigations in North West Atlantic. - p. 249-255.

SMALL, L.F. et J.F. HEBARD - 1967 - Respiration of a vertically migrating marine crustacean, Euphausia pacifica Hansen. Limnol. and oceanogr. 12 (2) - p. 272-280.

SMALL, L.F., J.F. HEBARD et C.D. McINTYRE - 1966 - Respiration in Euphausiids. Nature Lond. 211 (5054) - p. 1210-1211.

SMILES, M. et W.G. PEARCY - 1971 - Size structure and growth rate of Euphausia pacifica off the Oregon Coast. Fish. Bull. U.S. - 69 (1) - p. 79-86.

SOULIER, B. - 1965 - Euphausiacés des bancs de Terre Neuve, de Nouvelle Ecosse et du Golfe du Maine. Rev. Trav. Inst. Pêch. Marit. XXIX (2) - p. 173-190.

SQUIRES, H.J. - 1957 - Squid Illex illecebrosus (Le Sueur) in the Newfoundland fishing area. J. Fish. Res. Bd. Can. 14 (5) - p. 693-728.

STASENKO, V.D. - 1967 - Determining the rational Krill fishing methods and the commercial effectiveness of the chosen fishing gear. Soviet fishery research on the Antarctic Krill - R.N. Burukovskiy, ed. p. 61-78.

STROUP, E.D. et F.W. HUNT - 1963 - Measurements of Equatorial currents in the Gilbert Islands area, july-august 1963. Nature Lond. 200 (4910) - p. 1001-1002.

STUDENETSKIY, S. - 1967 - Foreword. Soviet fishery research on the Antarctic Krill. R.N. Burukovskiy ed. - p. 2-4.

SUZUJI, T. et J. ITO - 1967 - On the Deep-scattering layer in the Northwestern area of the North Pacific ocean. I. Relationship between vertical migration of DSL, submarine illumination and plankton biomass. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 33 (4) - p. 325-337.

SVERDRUP, H.U., M.W. JOHNSON et R.H. FLEMING - 1942 - The oceans. Their physics, chemistry, and general biology. Prentice Hall N.Y. - 1087 pp.

TABERLY, G. - 1949 - Les Euphausiacés dans la nourriture des Trigles du Golfe de Gascogne. Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse. 84 (3-4) - p. 129 - 133.

TANIGUCHI, A. - 1969 - Mysidacea and Euphausiacea collected in the South-east of Hokkaido, Japan. Bull. Fac. Fish. Hokkaido. 20 (2) - p. 43-59.

TATTERSALL, W.M. - 1939 - The Euphausiacea and Mysidacea - Sci. Rep. Murray Exped. V (8) - p. 203-246.

TCHINDONOVA, J.G. - 1959 - Feeding of several groups of deep-sea macroplankton in the Western North Pacific - Trud. Inst. Okeanol. 30 - p. 166-189.

TEAL, J.M. - 1966 - The effects of pressure on the respiration of Euphausia from the Scattering layer - (abstract). 2° Int. Oc. Congr. Moscou - p. 361.

TEAL, J.M. et F.G. CAREY - 1967 a - Effects of pressure and temperature on the respiration of Euphausiids. Deep-sea Res. 14 (6) - p. 725-733.

TEAL, J.M. et F.G. CAREY - 1967 b - Respiration of a Euphausiid from the oxygen minimum layer. Limnol. and Oceanogr. 12 (3) - p. 548-550.

THIRIOT, A. - 1965 - Zooplancton du Golfe du Lion - Essai de justification de l'étude du zooplancton dans la détermination des différentes masses d'eau. Cah. Océanogr. XVII (5) - p. 331-343.

TIMONIN, A.G. - 1969 - The structure of pelagic associations. The quantitative relationship between different trophic groups of plankton in frontal zones of the tropical ocean. Oceanology 9 (5) - p. 686-694.

TONOLLI, V. - 1958 - Zooplankton swarms - Verh. int. Ver. Limnol. 13 - p. 776-777.

TREGOUBOFF, G. - 1958 - Le bathyscaphe au service de la planctonologie. Ann. Inst. Océanogr. Monaco. 35 (4) - p. 327-341.

TSUCHIYA, M. - 1970 - Equatorial circulation of the South Pacific. Scientific exploration of the South Pacific - SCOR Symposium 1968 - La Jolla - W.S. Wooster.ed. p. 69-74.

UDA, M. - 1959 - On the biogeographical regions in the Pacific Ocean (abstract) Int. Oc. Congr. AAAS - Wash. M. Sears ed. T.I. - p. 175.

UENO, M. - 1968 - Food and feeding behavior of Pacific Salmon. I. The stratification of food organisms in the stomach. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 34 (4) - p. 315-318.

(UNESCO) - 1968 - Zooplankton sampling - Monographs on oceanographic methodology 2 - 174 pp.

VINOGRADOV, M.E. - (1959) - 1961 - On the vertical distribution of deep-sea zooplankton in the West part of the Pacific Ocean. Deep-sea Res. 8 - p. 251-258.

VINOGRADOV, M.E. - 1962 - The feeding of deep-sea zooplankton - Rapp. Cons. Explor. Mer. 153 - p. 114-120.

VINOGRADOV, M.E. - 1966 - Characteristic features of the distribution of oceanic Meso - and Macroplankton. (abstract) 2° Int. Oc. Congr. Moscou. p. 382.

VINOGRADOV, M.E. - 1968 - Vertical distribution of the oceanic zooplankton - (Translated 1970 by Israel Program for Scientific Translations - IPST Cat. n° 5513). 339 pp.

VINOGRADOV, M.E., I.I. GITELZON et Yu. I. SOROKIN - 1970 - The vertical structure of a pelagic community in the tropical ocean. Mar. Biol. 6 (3) - p. 187-194.

VINOGRADOV, M.E. et N.M. VORONINA - 1961 - The influence of oxygen deficit upon the plankton distribution in the Arabian sea. Okeanologia 1 (4) - p. 670-678.

VINOGRADOV, M.E. et N.M. VORONINA - 1962 a - Influence of the oxygen deficit on the distribution of plankton in the Arabian sea. Deep-sea Res. 9 - p. 523-530.

VINOGRADOV, M.E. et N.M. VORONINA - 1962 b - The distribution of different groups of plankton in accordance with their trophic level in the Indian Equatorial Current area - Rapp. Cons. Explor. Mer 153 - p. 200-204.

VINOGRADOV, M.E. et N.M. VORONINA - 1966 - On the distribution of zooplankton in the Indian and Pacific Equatorial Current area - (abstract) - 11° Pacif. Sci. Congr. Tokyo - 2.

VINOGRADOV, M.E., N.M. VORONINA et I.N. SUKHANOVA - 1961 - The horizontal distribution of tropical plankton and its relation to some peculiarities of the structure of water in the open sea areas. Okeanologia 1 (2) - p. 283-293.

VORONINA, N.M. - 1964 a - The distribution of macroplankton in the waters of the Equatorial Currents of the Pacific. Okeanologia 4 (5) - p. 884-895.

VORONINA, N.M. - 1964 b - The distribution of surface plankton in the Pacific Equatorial Current area. Trud. Inst. Okeanol. LXV - p. 95-106.

VOSS, G.L. - 1967 - Squids : Jet-powered torpedoes of the sea - Journal of the National Geographic Society 131 (3) - p. 386-411.

WALDRON, K.D. et J.E. KING - 1963 - Food of Skipjack in the Central Pacific. World Scientific Meeting on Biology of Tunas and related species - Exp. paper n° 26 - 27 pp.

WARREN, B.A. - 1970 - General circulation of the South Pacific. Scientific Exploration of the South Pacific - SCOR Symposium 1968 - La Jolla - W.S. Wooster ed. - p. 33-49.

WATERMAN, T.H. (ed.) - 1960/1961 - The physiology of crustacea :
vol. I : Metabolism and growth - 670 pp.
vol. II : Sens organs, integration and behavior - 681 pp.
Academic Press. NY et Lond.

WATERMAN, T.H., R.F. NUNNEMACHER, F.A. CHACE et G.L. CLARKE - 1939 - Diurnal vertical migration of deepwater plankton. Biol. bull. 76 (2) - p. 256-279.

WAUTHY, B., R. DESROSIERES et J. LE BOURHIS - 1967 - Importance présumée de l'ultraplancton dans les eaux tropicales oligotrophes du Pacifique Central Sud. Cah. ORSTOM, sér. océanogr. V (2) - p. 109-116.

WEIGMANN, R. - 1970 - On the ecology and feeding habits of the Euphausiids (crustacea) in the Arabian sea - "Meteor" Forsch. Ergebnisse - Reihe D n° 5 - p. 11-52.

WIEBE, P.H. et W.R. HOLLAND - 1968 - Plankton patchiness : effects on repeated tows - Limnol. and Oceanogr. 13 (2) - p. 315-321.

WILLIAMSON, D.I. - 1956 - Planktonic evidence for irregular flow throught the Irish Sea and North Channel in Autumn 1954. J. Mar. Biol. Ass. UK. 35 (3) - p. 461-466.

WILLIAMSON, G.R. - 1970 - Little tuna Euthynnus affinis in the Hong Kong area- Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 36 (1) - p. 9-18.

WOODMANSEE, R.A. - 1966 - Daily vertical migration of Lucifer, planktonic numbers in relation to solar and tidal cycles. Ecology 47 (5) - p. 847-850.

WYRTKI, K. - 1966 - Oceanography of the Eastern Equatorial Pacific ocean. Oceanogr. Mar. Biol. IV - p. 33-68.

YASUDA, F. et Y. HIYAMA - 1957 - Mechanism of utilization of plankton by some fishes. Rec. Oceanogr. Wks. Jap. 3 (1) - p. 85-91.

ZELICKMAN, E.A. - 1958 - On gonad maturation and female productivity in species of Euphausians abundant in the Barents Sea. Dokl. Akad. Nauk SSSR. 118 - p. 201-204.

ZELICKMAN, E.A. - 1959 - Some features of behavior of the Barents Sea Euphausiids and possible causes of their seasonal vertical migration (abstract). Int. Oc. Congr. AAAS. Wash.- M. Sears ed. T.I. - p. 189.

ZELICKMAN, E.A. - 1960 - On the ecology of reproduction of Euphausiacea in the South-Eastern Barents Sea. C.M. Plankton Committee-Cons. Explor. Mer. n° 126 - 7 pp.

ZELICKMAN, E.A. - 1961 - The behaviour pattern of the Barents Sea Euphausiacea and possible causes of seasonal vertical migrations. Int. Rev. Hydrobiol. 46 (2) - p. 276-281.

ZIMMER, C. et H.E. GRUNER - 1956 - Euphausiacea - Bronn's Klassen 5 - Abt 1 - Buch. 6 - Teil 3 - 286 pp.

*
* *